УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



Ю. В. Щербатых Я. А. Туровский



Анатомия центральной нервной системы для психологов

СООТВЕТСТВУЕТ ТРЕБОВАНИЯМ ГОСУДАРСТВЕННОГО ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО СТАНДАРТА



Ю. В. Щербатых, Я. А. Туровский

Анатомия центральной нервной системы для психологов



Москва · Санкт-Петербург · Нижний Новгород · Воронеж
Ростов-на-Дону · Екатеринбург · Самара · Новосибирск
Киев · Харьков · Минск
2010



ББК 28.864.4я7
УДК 611.81(075)
Щ61

Щербатых Ю. В., Туровский Я. А.
Щ61 Анатомия центральной нервной системы для психологов: Учебное пособие. — СПб.: Питер, 2010. — 128 с.: ил. — (Серия «Учебное пособие»).

ISBN 978-5-91180-271-4

Учебное пособие предназначено для изучения студентами-психологами курса «Анатомия центральной нервной системы». В нем на микро- и макроуровне описываются все основные морфологические структуры, составляющие центральную нервную систему — материальную основу психики человека. Книга снабжена многочисленными схемами и рисунками, которые значительно облегчают студентам изучение такого сложного органа, как человеческий мозг. Пособие составлено на основе требований Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования и предназначено для студентов и преподавателей факультетов психологии, а также может быть полезно студентам биологических, педагогических, медицинских и физкультурных вузов, изучающих анатомию человека.

ББК 28.864.4я7
УДК 611.81(075)

ISBN 978-5-91180-271-4

Оглавление

Введение

Курс «Анатомия центральной нервной системы» предназначен для создания у студентов необходимой основы последующего изучения психологии. В результате его освоения будущие психологи должны четко уяснить неразрывную взаимосвязь структуры и функции, а также знать основные морфологические субстраты, ответственные за проявление психологических явлений. Таким образом, основная задача курса «Анатомия центральной нервной системы» — это формирование целостного представления о строении материальной основы психики — центральной нервной системы.

При написании данного курса авторы применяли несколько подходов: эволюционный, морфофизиологический и интегративный. Первый подход рассматривает мозг человека как продукт двоякого развития — в филогенезе и онтогенезе, причем оба эти процесса связаны воедино в биогенетическом законе. Эволюционный подход способствует созданию естественнонаучной основы для формирования у студентов целостного мировоззрения, которое позволяет понять феномены специфического поведения людей в обществе.

Морфофизиологический подход предполагает достаточно четкую детерминированную связь между нервными структурами и психическими функциями, за которые эти структуры отвечают, причем это касается не только таких простейших психических явлений, какими являются ощущения, но и более сложных психических феноменов: памяти, мышления и речи.

Третьим методическим приемом в этой работе является интегративный подход, показывающий организацию человека в виде сложной, иерархически устроенной, саморегулирующейся системы, которая обладает большими адаптационными возможно-

стями благодаря накоплению новой информации центральной нервной системой.

Изложение материала этого курса строится по принципу целостности и иерархичности нервной системы, начиная с клеточного уровня и завершая наиболее сложным этажом центральной нервной системы — корой больших полушарий, которая является материальным субстратом психики человека.

Учебно-методический комплекс составлен на основе требований Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования.

Студент, изучивший курс «Анатомия центральной нервной системы», должен иметь:

1) общее представление о:
   - процессах филогенеза и онтогенеза центральной нервной системы человека на основе эволюционного подхода;
   - методах, которые используются для изучения анатомии человека на всех уровнях — от микроскопического до макроскопического;
   - микроструктуре нервной ткани и строении нервных клеток;
   - функциях основных нервных центров головного мозга;
2) конкретные знания:
   - структурной организации спинного мозга;
   - основных отделов головного мозга;
   - основных проводящих путей центральной нервной системы;
   - черепно-мозговых нервов;
   - сравнительной структурной организации соматической и вегетативной нервной системы;
3) умения:
   - находить различные анатомические структуры на изображениях срезов головного мозга в анатомическом атласе;

- самому схематично нарисовать основные срезы головного мозга;
- указать порядок расположения черепных нервов;
- изобразить схему организации спинального соматического и вегетативного рефлекса.

Глава 1
Введение в анатомию ЦНС

Анатомия человека — наука, изучающая строение человеческого организма и закономерности развития этого строения.

Современная анатомия, являясь частью морфологии, не только исследует строение, но и старается объяснить принципы и закономерности формирования определенных структур. Анатомия центральной нервной системы (ЦНС) является частью анатомии человека. Знание анатомии ЦНС необходимо для понимания связи психологических процессов с теми или иными морфологическими структурами как в норме, так и при патологии.

1.1. История анатомии ЦНС

Уже в первобытные времена существовало знание о расположении жизненно важных органов человека и животных, о чем свидетельствуют наскальные рисунки. В Древнем мире, особенно в Египте, в связи с мумификацией трупов, были описаны некоторые органы, но их функции представлялись не всегда правильно.

Большое влияние на развитие медицины и анатомии оказали ученые Древней Греции. Выдающимся представителем греческой медицины и анатомии был Гиппократ (ок. 460–377 гг. до н. э.). Он считал основой строения организма четыре «сока»: кровь (*sanguis*), слизь (*phlegma*), желчь (*chole*) и черную желчь (*melaina chole*). От преобладания одного из этих соков, по его мнению, зависят виды темперамента человека: сангвиник, флегматик,

холерик и меланхолик. Так возникла «гуморальная» (жидкостная) теория строения организма. Подобная классификация, но, разумеется, уже с иным смысловым содержанием, сохранилась до наших дней.

В Древнем Риме наиболее яркими представителями медицины были Цельс и Гален. Авл Корнелий Цельс (I в. до н. э) — автор восьмитомного трактата «О медицине», в котором он собрал воедино известные ему знания по анатомии и практической медицине античного времени. Большой вклад в развитие анатомии сделал римский врач Гален (ок. 130–200 гг. н. э), который первый ввел в науку метод вивисекции животных и написал классический трактат «О частях человеческого тела», в котором впервые дал анатомо-физиологическое описание целостного организма. Гален считал человеческое тело состоящим из плотных и жидких частей, и свои научные выводы основывал на наблюдениях над больными людьми и на результатах вскрытия трупов животных. Он явился и основоположником экспериментальной медицины, проводя различные эксперименты на животных. Однако анатомические концепции этого ученого были не лишены недостатков. Например, Гален большую часть своих научных изысканий проводил на свиньях, организм которых, хотя и близок к человеческому, все же имеет ряд существенных отличий от него. В частности, Гален придавал большое значение открытой им «чудесной сети» (*rete mirabile*) — кровеносному сплетению у основания мозга, так как полагал, что именно там образуется «животный дух», управляющий движениями и ощущениями. Эта гипотеза просуществовала почти 17 веков, пока анатомы не доказали, что подобная сеть есть у свиней и быков, но отсутствует у человека.

В эпоху Средневековья вся наука в Европе, в том числе и анатомия, была подчинена христианской религии. Врачи того времени как правило ссылались на ученых античности, чей авторитет был подкреплен церковью. В это время в анатомии не было сделано существенных открытий. Были запрещены препарирование трупов, вскрытия, изготовление скелетов и анатомических препаратов. Положительную роль в преемственности античной и европейской науки сыграл мусульманский Восток. В частности, в Средние века у врачей пользовались популярностью книги Ибн Сины (980–1037), известного в Европе как Авиценна, автора «Канона врачебной науки», содержащего важные анатомические сведения.

Анатомы эпохи Возрождения добились разрешения на проведение вскрытий. Благодаря этому были созданы анатомические театры для проведения публичных вскрытий. Зачинателем этого титанического труда явился Леонардо да Винчи, а основоположником анатомии как самостоятельной науки — Андрей Везалий (1514–1564). Андрей Везалий изучал медицину в Сорбоннском университете и очень скоро осознал недостаточность существовавших тогда анатомических знаний для практической деятельности врача. Положение осложнялось запретом церкви на вскрытие трупов — единственный источник изучения человеческого тела в то время. Везалий, несмотря на реальную опасность со стороны инквизиции, систематически изучал строение человека и создал первый действительно научный атлас человеческого тела. Для этого ему приходилось тайком выкапывать свежезахороненные трупы казненных преступников и на них проводить свои исследования. При этом он разоблачил и устранил многочисленные ошибки Галена, чем заложил аналитический период в анатомии, в течение которого было сделано множество открытий описательного характера. В своих трудах Везалий уделил основное внимание планомерному описанию всех органов человека, в результате чего ему удалось открыть и описать много новых анатомических фактов (рис. 1.1).

За свою деятельность Андрей Везалий подвергся преследованию со стороны церкви, был отправлен на покаяние в Палестину, попал в кораблекрушение и умер на острове Занте в 1564 г.

После работ А. Везалия анатомия стала развиваться более быстрыми темпами, кроме того, церковь уже не так жестко преследовала вскрытие трупов врачами и анатомами. В результате изучение анатомии стало неотъемлемой частью подготовки врачей во всех университетах Европы (рис. 1.2).

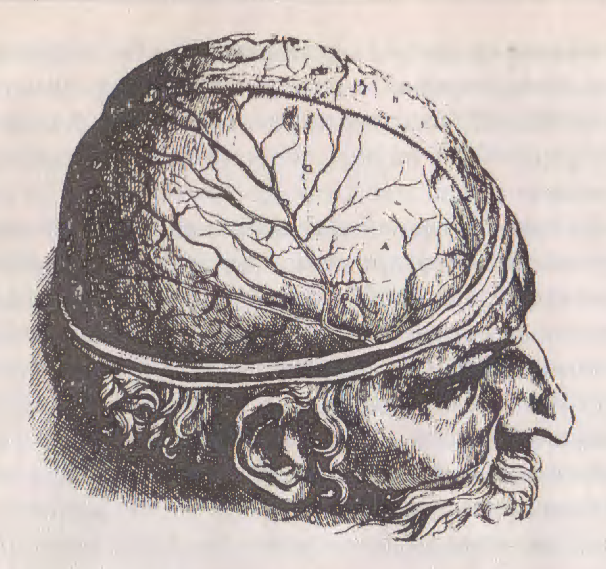


Рис. 1.1. Рисунок вскрытого мозга из атласа Андрея Везалия (1543 г.)



Рис. 1.2. *Рембрандт Харменс ван Рейн.* Урок анатомии доктора Тульпа (конец XVII века)

Попытки связать анатомические структуры с психической деятельностью породили в конце XVIII века такую науку, как френология. Ее основатель, австрийский анатом Франц Галь, пытался доказать наличие жестко определенных связей между особенностью строения черепа и психическими особенностями людей. Однако спустя некоторое время объективные исследования показали необоснованность френологических утверждений (рис. 1.3).

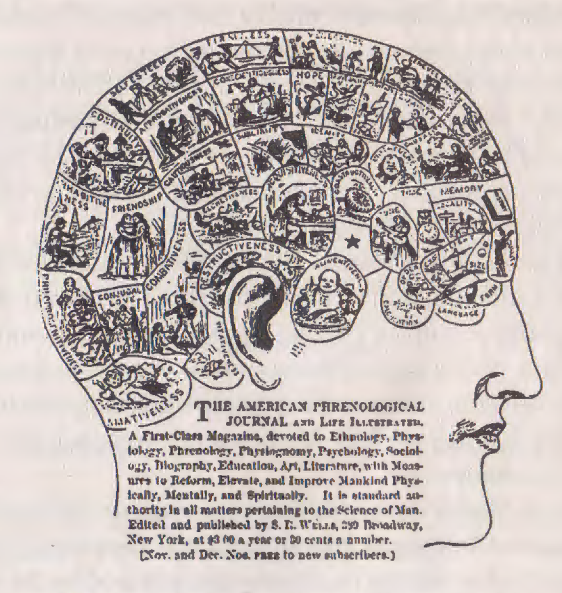


Рис. 1.3. Рисунок из атласа по френологии, изображающий «бугры скрытности, жадности и чревоугодия» на голове человека (1790 г.)

Следующие открытия в области анатомии ЦНС были связаны с совершенствованием микроскопической техники. Сначала Август фон Валлер предложил свой метод валлеровской дегенерации, позволяющий прослеживать пути нервных волокон в организме человека[1], а затем открытие новых способов окрашивания

[1] Так было установлено, что периферические нервы — это длинные отростки клеток, располагающиеся в спинном и головном мозге.

нервных структур Э. Гольджи и С. Рамон-и-Кахалом позволило выяснить, что помимо нейронов в нервной системе существует еще огромное количество вспомогательных клеток — нейроглий.

Вспоминая историю анатомических исследований ЦНС, следует отметить, что такой выдающийся психолог, как Зигмунд Фрейд, начинал свою карьеру в медицине именно как невролог — т. е. исследователь анатомии нервной системы.

В России развитие анатомии было тесно связано с концепцией нервизма, провозглашающей преимущественное значение нервной системы в регулировании физиологических функций. В середине XIX века киевский анатом В. Бец (1834–1894) открыл в V слое коры головного мозга гигантские пирамидные клетки (клетки Беца) и выявил различие в клеточном составе разных участков мозговой коры. Тем самым он положил начало учению о цитоархитектонике мозговой коры.

Крупный вклад в анатомию головного и спинного мозга внес выдающийся невропатолог и психиатр В. М. Бехтерев (1857–1927), который расширил учение о локализации функций в коре мозга, углубил рефлекторную теорию и создал анатомо-физиологическую базу для диагностики и понимания проявлений нервных болезней. Кроме того, В. М. Бехтерев открыл ряд мозговых центров и проводников.

В настоящее время фокус анатомических исследований нервной системы из макромира переместился в микромир. Ныне наиболее значительные открытия совершаются в области микроскопии не только отдельных клеток и их органоидов, но и на уровне отдельных биомакромолекул.

1.2. Методы исследования в анатомии

Все анатомические методы можно условно разделить на *макроскопические*, которые изучают весь организм целиком, системы органов, отдельные органы или их части, и на *микроскопические*, объектом которых являются ткани и клетки организма человека и клеточные органеллы. В последнем случае анатомические методы смыкаются с методами таких наук, как *гистология* (наука о тканях) и *цитология* (наука о клетке) (рис. 1.4).

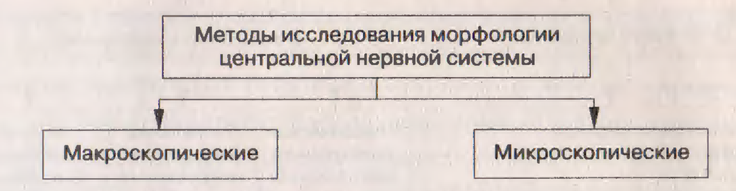


Рис. 1.4. Основные группы методов исследования морфологии ЦНС

В свою очередь, макроскопические и микроскопические исследования состоят из набора различных методических приемов, позволяющих изучать различные аспекты морфологических образований в нервной системе в целом, в отдельных участках нервной ткани или даже в отдельном нейроне. Соответственно, можно выделить набор макроскопических (рис. 1.5) и микроскопических (рис. 1.6) методов исследования морфологии ЦНС.

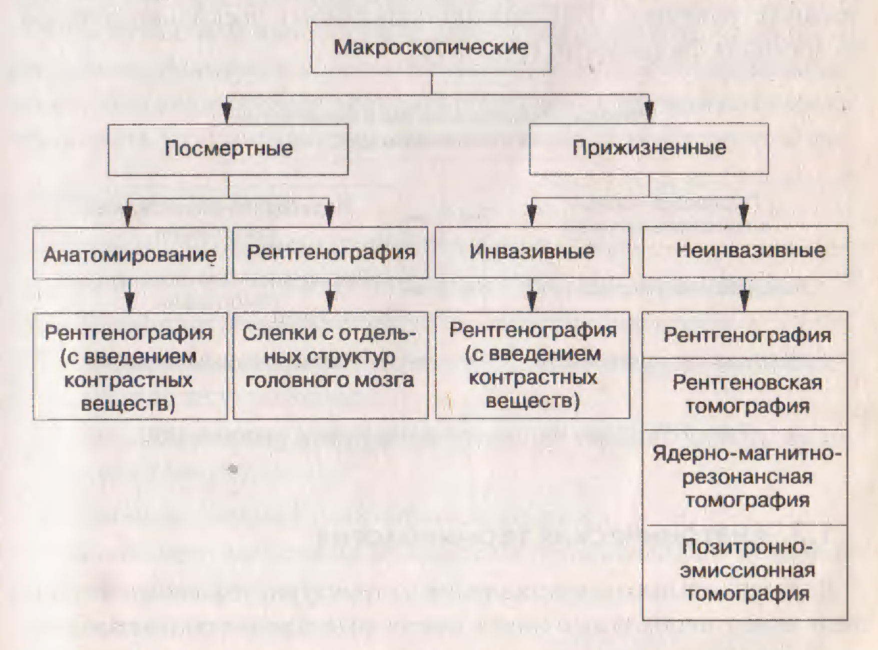


Рис. 1.5. Макроскопические методы исследования нервной системы



Рис. 1.6. Микроскопические методы исследования нервной системы

Так как *задачей* анатомического исследования (с точки зрения психологии) является выявление связей анатомических структур с психическими процессами, то к методам исследования морфологии (структуры) ЦНС можно подключить несколько методов из арсенала физиологии (рис. 1.7).

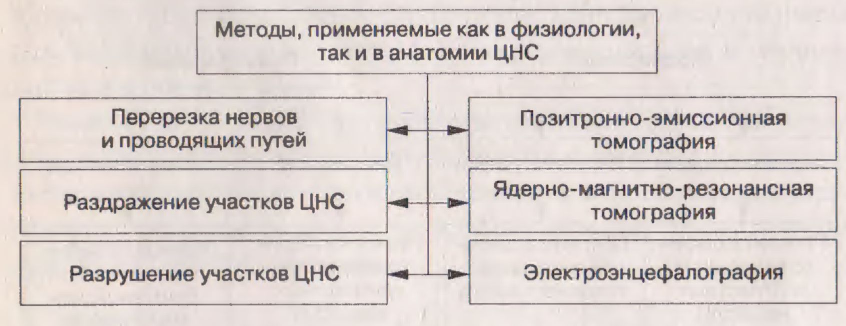


Рис. 1.7. Общие методы для физиологии и анатомии ЦНС

1.3. Анатомическая терминология

Для правильного представления о структурах головного и спинного мозга необходимо знать некоторые элементы анатомической номенклатуры.

Тело человека представлено в трех плоскостях, соответственно *горизонтальной, сагиттальной* и *фронтальной.*

Горизонтальная плоскость проходит, как следует из ее названия, параллельно горизонту, **сагиттальная** делит тело человека на две симметричные половины (правую и левую), **фронтальная** плоскость разделяет тело на переднюю и заднюю части.

В **горизонтальной** плоскости выделяют две оси. Если объект находится ближе к спине, то о нем говорят, что он расположен *дорсально*, если ближе к животу — *вентрально.* Если объект расположен ближе к средней линии, к плоскости симметрии человека, то о нем говорят как о расположенном *медиально*, если дальше — то *латерально.*

Во **фронтальной плоскости** также выделяют две оси: *медиолатеральную* и *ростро-каудальную.* Если объект расположен ближе к нижней части тела (у животных — к задней, или хвостовой), то о нем говорят как о *каудальном*, а если к верхней (ближе к голове) — то он расположен *рострально.*

В **сагиттальной плоскости** человека также выделяют две оси: *ростро-каудальную* и *дорсо-вентральную.* Таким образом, взаиморасположение любых анатомических объектов можно охарактеризовать их взаиморасположением в трех плоскостях и осях.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Какое значение имеет анатомия ЦНС для психологов?
2. Перечислите макроскопические методы анатомии.
3. Как называются анатомические плоскости, условно разделяющие тело человека?
4. Как называются анатомические оси, условно проходящие через тело человека?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Какой метод анатомии относится к прижизненным инвазивным методам:

   а) рентгенография;

   б) рентгеновская томография;

в) рентгенография (с введением контрастных веществ);
г) ядерно-магнитно-резонансная томография?

2. Какие методы из арсенала физиологии можно использовать для выявления связей анатомических структур с психическими процессами:
а) электроэнцефалография;
б) раздражение участков ЦНС;
в) разрушение участков ЦНС;
г) любой из вышеназванных?

3. Какая плоскость делит тело человека на две симметричные половины:
а) сагиттальная;
б) фронтальная;
в) горизонтальная;
г) ни одна из вышеназванных?

4. Как называется расположение объекта ближе к средней линии (к плоскости симметрии человека):
а) рострально;
б) латерально;
в) медиально;
г) каудально?

5. На какие две части условно делит тело человека фронтальная плоскость:
а) на верхнюю и нижнюю;
б) на правую и левую;
в) на переднюю и заднюю;
г) ни один ответ не верен?

6. «Вентрально» — это ближе к...
а) правому боку;
б) животу;
в) середине тела;
г) спине.

Глава 2 Общее представление о строении ЦНС

2.1. Общая схема строения ЦНС

В нервной системе выделяют *центральную* и *периферическую* нервную систему. **Периферическая нервная система** представлена *корешками спинного мозга, нервными сплетениями, нервными узлами* (ганглиями), *нервами, периферическими нервными окончаниями* (рис. 2.1). В свою очередь, нервные окончания могут быть:

а) *эфферентными* (двигательными), которые передают возбуждение от нервов к мышцам и железам;

б) *афферентными* (чувствительными), передающими информацию от рецепторов к центральной нервной системе.

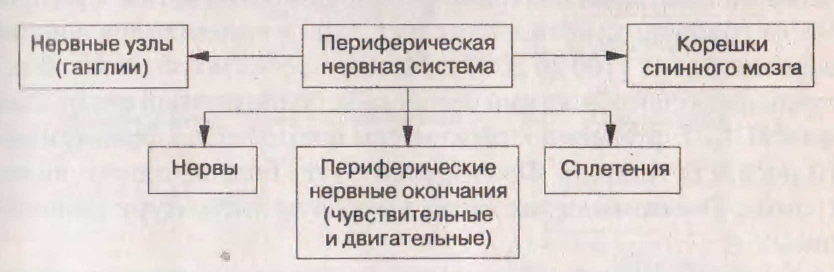


Рис. 2.1. Составные части периферической нервной системы

Центральная нервная система человека состоит из *головного* и *спинного мозга*.

Спинной мозг представляет собой трубку с небольшим каналом посредине, окруженную нейронами и их отростками. Голов-

ной мозг является расширением спинного мозга. У далеких предков хордовых животных (например, у ланцетника) нервная трубка одинакового диаметра на всем протяжении, и головной мозг практически отсутствует. У рыб головной мозг уже хорошо развит, и с каждой ступенью эволюции он увеличивается. Наивысшего развития головной мозг достигает у человека, который имеет самый большой показатель цефализации (отношения массы мозга к массе тела) среди всех других живых существ.

Макроскопически (невооруженным глазом) на срезе мозга можно выделить *белое* и *серое* вещество. Белое вещество представляет собой пучки нервных волокон и формирует проводящие пути. Так как большая часть длинных нервных отростков покрыта слоем белого жироподобного вещества (*миелина*), то их скопления имеют белый цвет. Серое вещество — это тела нейронов, формирующих нервные центры. Серое вещество в центральной нервной системе образует два типа скоплений (структур): *ядерные структуры* (ядра спинного мозга, ствола мозга и больших полушарий), в которых клетки лежат тесными группами, и *экранные структуры* (кора больших полушарий и мозжечка), в которых клетки лежат слоями.

Головной мозг залегает в полости черепа. Топографической границей со спинным мозгом является плоскость, проходящая через нижний край большого затылочного отверстия. Средняя масса головного мозга составляет 1400 г с индивидуальными вариациями от 1100 до 2000 г. Между массой мозга и интеллектуальными способностями человека нет однозначной связи. Так мозг И. С. Тургенева достигал массы почти 2 кг, а у французского писателя Анатоля Франса весил чуть больше одного килограмма. Тем не менее, их вклад в мировую литературу равновелик.

Анатомически в головном мозге можно различить *полушария*, *ствол* и *мозжечок* (малый мозг). Ствол включает в себя продолговатый мозг, мост, средний мозг и промежуточный мозг (рис. 2.2).

Существует и другая классификация отделов головного мозга, которая ориентируется на особенности развития того или иного отдела (в процессе онтогенеза). Если отделы головного

мозга выделять, опираясь на процессы эмбрионального развития (в соответствии со стадией трех мозговых пузырей), то головной мозг можно разделить на *передний*, *средний* и *задний* (ромбовидный) мозг. В соответствии с таким подходом к переднему мозгу относят большие полушария и промежуточный мозг, к среднему — средний мозг, к ромбовидному (развивающемуся из заднего мозгового пузыря) — продолговатый мозг, задний мозг и перешеек ромбовидного мозга (рис. 2.3).

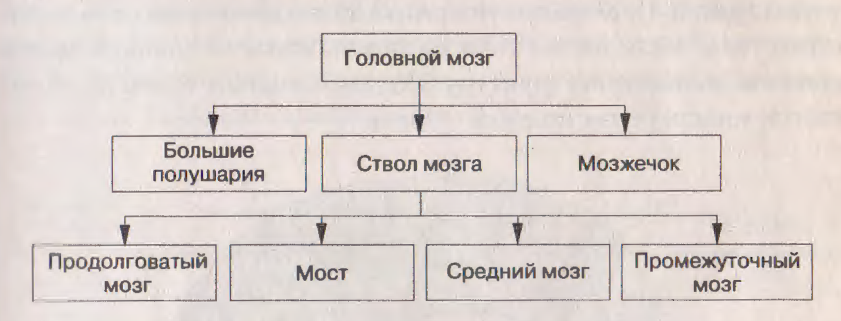


Рис. 2.2. Анатомические отделы головного мозга

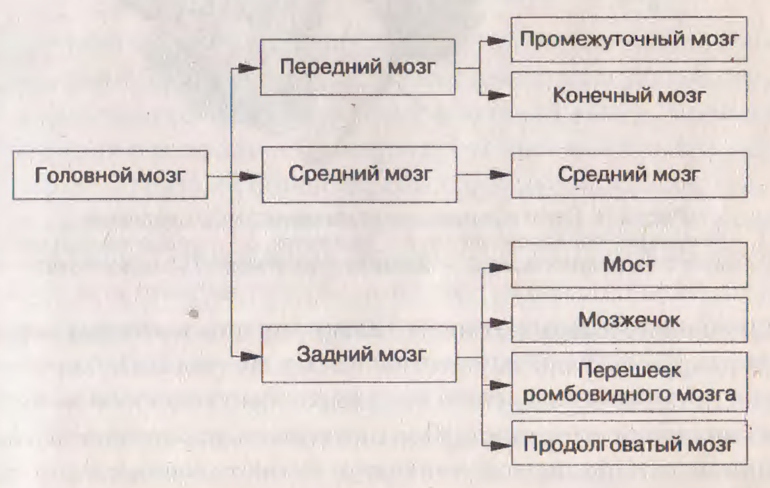


Рис. 2.3. Онтогенетическая классификация отделов головного мозга

Левое и правое полушария конечного мозга разделены про дольной щелью, дном которой является *мозолистое тело*. С моз жечком их разграничивает поперечная щель. Вся поверхност полушарий покрыта бороздами и извилинами, наиболее круп ная из них — боковая, или сильвиева, она отделяет лобную дол полушарий от височной.

На сагиттальном разрезе мозга видны медиальная поверх ность полушарий большого мозга, структуры ствола мозга и моз жечка (рис. 2.4). Кора полушарий отделена бороздой от мозоли стого тела. Мозолистое тело является большой спайкой мозга имеет волокнистую структуру. Под мозолистым телом распола гается тонкая белая полоска — свод.

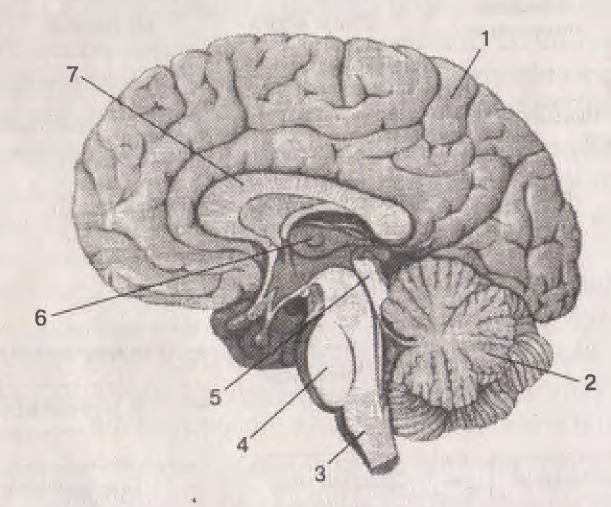


Рис. 2.4. Сагиттальный разрез головного мозга человека:
1 — полушарие переднего мозга; 2 — мозжечок; 3 — продолговатый мозг; 4 — мост; 5 — средний мозг; 6 — промежуточный мозг; 7 — мозолистое тело

От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов иннервирующих преимущественно голову, ряд мышц шеи и за тылка, а также осуществляющих парасимпатическую иннерва цию внутренних органов. От спинного мозга отходит 31 пар спинномозговых нервов, иннервирующих туловище и внутрен ние органы.

2.2. Полости мозга и ликвор

В процессе эмбрионального развития полости мозговых пузырей преобразуются в *желудочки* мозга. В левом и правом полушариях соответственно расположены I и II желудочки, в промежуточном мозге — III желудочек, в ромбовидном мозге — IV желудочек. Третий и четвертый желудочки соединены *сильвиевым водопроводом*, проходящем в среднем мозге. Полости мозга заполнены спинномозговой (цереброспинальной) жидкостью — *ликвором*. Они сообщаются между собой, а также со спинномозговым каналом и подпаутинным пространством (пространством под одной из оболочек мозга) (рис. 2.5).

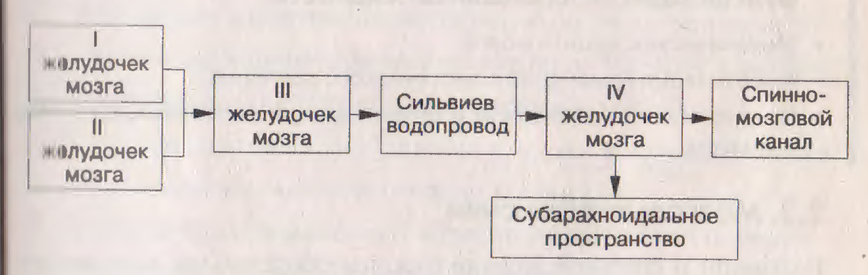


Рис. 2.5. Схема полостей мозга

Цереброспинальная жидкость продуцируется сосудистыми сплетениями желудочков мозга, имеющими железистое строение, а всасывается венами мягкой оболочки мозга. Процессы образования и всасывания ликвора протекают непрерывно, обеспечивая 4–5-кратный обмен цереброспинальной жидкости в течение одних суток. В полости черепа присутствует относительная недостаточность всасывания ликвора (т. е. ликвора всасывается меньше, чем продуцируется), а во внутрипозвоночном канале преобладает относительная недостаточность выработки ликвора (ликвора продуцируется меньше, чем всасывается). При нарушении ликвородинамики между головным и спинным мозгом в полости черепа развивается чрезмерное накопление ликвора, а в субарахноидальном пространстве спинного мозга жидкость быстро всасывается и концентрируется.

Циркуляция ликвора зависит от пульсации сосудов мозга, дыхания, движений головы, интенсивности образования и всасывания самого ликвора.

Из боковых желудочков мозга, где, повторимся, доминирует образование ликвора над его всасыванием, цереброспинальная жидкость попадает в III желудочек мозга и далее, по водопроводу мозга, — в IV желудочек, откуда через отверстия Лушки ликвор попадает в большую цистерну и наружное субарахноидальное пространство головного мозга, центральный канал и субарахноидальное пространство спинного мозга и в конечную цистерну спинного мозга.

ФУНКЦИИ ЦЕРЕБРОСПИНАЛЬНОЙ ЖИДКОСТИ

- Механическая защита мозга.
- Амортизация изменений осмотического давления.
- Поддержание трофических и обменных процессов между кровью и мозгом.

2.3. Мозговые оболочки

Головной и спинной мозг окружены оболочками, выполняющими защитные функции. Выделяют *твердую, паутинную* и *мягкую* мозговую оболочку.

Твердая мозговая оболочка расположена наиболее поверхностно.

Паутинная (арахноидальная) оболочка занимает срединное положение.

Мягкая оболочка непосредственно прилегает к поверхности мозга. Она как бы «окутывает мозг», заходя во все борозды, и отделена от паутинной оболочки субарахноидальным пространством, заполненным цереброспинальной жидкостью. Между мягкой и паутинной оболочками натянуты тяжи и пластинки, таким образом, проходящие в них сосуды оказываются «подвешенными». Субарохноидальное пространство формирует расширения, или цистерны, заполненные ликвором. Выделяют *мостомозжечковую* (большую) *цистерну, межножковую цистерну, хиазмальную цистерну, конечную цистерну* (спинного мозга).

От твердой мозговой оболочки паутинная отделена капиллярным субдуральным пространством. Имеет в своем составе два листка. Наружный листок прикрепляется к черепу изнутри и выстилает внутренний канал позвоночника, составляя их надкостницу. Внутренний листок сращен с наружным (образуя в местах сращения так называемые мозговые синусы — ложа для оттока венозной крови от мозга и головы). Между наружным листком и костями черепа и позвонками находится эпидуральное пространство.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Что входит в центральную нервную систему человека?
2. Что входит в периферическую нервную систему человека?
3. Какие отделы входят в ствол головного мозга?
4. Сколько мозговых желудочков имеется в головном мозге?
5. Перечислите оболочки головного мозга.
6. У каких животных имеется трубчатая нервная система?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Какие структуры относятся к центральной нервной системе:
   а) нервные узлы (ганглии);
   б) нервные окончания;
   в) нервы;
   г) ни один из ответов не верен?
2. Как устроены экранные структуры ЦНС:
   а) из скоплений нервов;
   б) из скоплений нервных клеток, образующих ядра;
   в) из скоплений нервных клеток, лежащих слоями;
   г) из скоплений нервных клеток и нервов?
3. Какая нервная структура не относится к стволу головного мозга:

а) мозжечок;

б) мост;

в) продолговатый мозг;

г) средний мозг?

4. Из какого мозгового пузыря формируется промежуточный мозг:

а) из переднего;

б) из среднего;

в) из заднего;

г) из ромбовидного?

5. Какие желудочки мозга соединяет между собой сильвиев водопровод:

а) I и II;

б) II и III;

в) I и III;

г) III и IV?

6. Под какой из мозговых оболочек находится ликвор:

а) под твердой;

б) под паутинной;

в) под мягкой;

г) ни под одной из перечисленных?

Глава 3
Развитие ЦНС в фило- и онтогенезе

3.1. Филогенез центральной нервной системы

Под *филогенезом* (греч. *phylon* — род, племя + *genesis* — зарождение, происхождение) понимается процесс исторического развития живой природы, отдельных групп организмов или органов и систем. Научной основой представлений о филогенезе является эволюционная теория. Схематически филогенез животных изображают в виде «филогенетического древа», отражающего пути эволюции организмов и родственные связи между ними (ствол соответствует примитивным формам организмов, ветви — всем последующим формам).

Впервые нервная система появляется у кишечнополостных животных. Нервная система кишечнополостных является *диффузной*, т. е. у них отсутствуют выраженные скопления нервных клеток, образующих более-менее равномерную сеть. Такая нервная система может организовывать только простые движения — например, гидра сжимается в комочек, если к ней прикоснуться иголкой. У медуз, в связи с их подвижным образом жизни, сложилась более совершенная нервная система: имеется скопление нервных клеток в виде кольца по краю зонтика. Также у медуз есть отолитовый аппарат (орган равновесия) и имеется функциональное разделение нейронов на две группы, отвечающие за плавательную и пищевую активность [10]. Например, у медузы *Aurelia* под покровным эпителием находится сеть из мультиполярных нейронов, связанная с сенсорными клетками на

поверхности и управляющая движениями при захвате пищи. Независимо от нее функционирует вторая нервная сеть, биполярные нейроны которой связаны с кольцевой и радиальной мускулатурой и вызывают ее ритмические сокращения при плавании.

У более высокоорганизованных животных нервные клетки располагаются более тесно друг к другу, образуя нервные узлы. Благодаря синаптическим контактам нервных клеток, образующих узлы, в них становится возможна обработка поступающей информации и выработка команд, поступающих к рабочим органам: железам и мышцам.

У плоских червей возникает билатеральная симметрия, соответственно, у них дифференцируется головной и хвостовой конец тела. К головному концу смещаются нервные элементы и органы чувств: тактильные рецепторы и хеморецепторы, а у свободноживущих червей — и световые рецепторы. Внешне нервная система этих животных напоминает лестницу: имеется несколько крупных ганглиев в головном конце тела и два (или больше) нервных ствола, соединенных друг с другом перемычками. Такая нервная система относится к *лестничному типу*.

У кольчатых червей обнаруживается симметричное строение тела и нервной системы, которая представлена двумя цепочками узлов, состоящих из нервных клеток и нервных волокон. У них впервые в процессе эволюции появляется нервная система *узлового типа*. В брюшной области узлы одной стороны соединяются с узлами другой стороны каждого сегмента, таким образом образуются своеобразные автономные «микропроцессоры», управляющие органами одного сегмента. Такое строение нервной системы обеспечивает высокую надежность жизнедеятельности кольчатых червей, что позволяет им сохранять жизнь даже при расчленении тела червя на несколько частей. Мощный надглоточный узел, соединенный с подглоточным узлом, а через него и с брюшными узлами, свидетельствует о зарождении центральной нервной системы у этих животных.

Узловая нервная система в процессе эволюции получила дальнейшее развитие у моллюсков и членистоногих. У моллюсков тело напоминает мышечный мешок, в котором обнаруживается сеть нервных волокон, берущих начало от трех пар узлов. Церебральные узлы являются сложным аппаратом и достигают наибольшего развития у головоногих моллюсков (кальмаров, осьминогов). Нервная система членистоногих (особенно насекомых) развивалась в направлении усложнения и усовершенствования различных функций. У некоторых видов насекомых (перепончатокрылых) не только нервная система, но и органы чувств достигают вершины развития среди беспозвоночных животных. Таким образом, нервная система у беспозвоночных способна не только обеспечивать различной сложности безусловно-рефлекторные двигательные акты, но и являться основой для некоторых форм научения.

У хордовых животных появляется «*трубчатая*» нервная система, образованная клетками эктодермы, которые формируют медуллярную трубку. Первоначально (у ланцетника) она не разделялась на головной и спинной мозг, но уже у круглоротых рыб это деление отмечается вполне отчетливо. По мере эволюционного развития головной мозг все больше развивался, а внутри самого головного мозга все большее развитие получали отделы переднего мозга. Выход на сушу дал новый толчок и к развитию органов чувств, и к совершенствованию нервной системы у земноводных, а у рептилий впервые появляется кора конечного мозга. У птиц кора конечного мозга развита еще слабо, однако значительных размеров достигает полосатое тело, являющееся материальной основой высших форм нервной деятельности птиц. Наивысшего развития кора головного мозга и сам мозг получают у млекопитающих. Основное направление эволюции ЦНС этого класса заключается в усложнении межнейронных связей и увеличении количества нейронов. Наиболее сложные связи формируются в коре больших полушарий, которая, в свою очередь, дифференцируется по выполняемым функциям.

3.2. Онтогенез центральной нервной системы

Онтогенез (*ontogenesis*; греч. *on, ontos* — сущее + *genesis* — зарождение, происхождение) — процесс индивидуального развития организма от момента его зарождения (зачатия) до смерти. В основе онтогенеза лежит цепь строго определенных последовательных биохимических, физиологических и морфологических изменений, специфичных для каждого из периодов индивидуального развития организма конкретного вида. В соответствии с этими изменениями выделяют *эмбриональный* (зародышевый, или пренатальный) и *постэмбриональный* (послезародышевый, или постнатальный) периоды. Первый охватывает время от оплодотворения до рождения, второй — от рождения до смерти (рис. 3.1).

Согласно биогенетическому закону, в онтогенезе нервная система повторяет этапы филогенеза. Вначале происходит дифференцировка зародышевых листков, затем из клеток эктодермального зародышевого листка образуется мозговая, или медуллярная, пластинка. Ее края в результате неравномерного размножения ее клеток сближаются, а центральная часть, наоборот, погружается в тело зародыша. Затем края пластинки смыкаются — образуется медуллярная трубка (рис. 3.2). В дальнейшем из задней ее части, отстающей в росте, образуется спинной мозг, из передней, развивающейся более интенсивно, — головной мозг. Канал медуллярной трубки превращается в центральный канал спинного мозга и желудочки головного мозга.

Нервная трубка представляет собой эмбриональный зачаток всей нервной системы человека. Из нее в дальнейшем формируется головной и спинной мозг, а также периферические отделы нервной системы. При смыкании нервного желобка по бокам в области его приподнятых краев (нервных валиков) с каждой стороны выделяется группа клеток, которая по мере обособления нервной трубки от кожной эктодермы образует между нервными валиками и эктодермой сплошной слой — *ганглиозную пластинку*. Последняя служит исходным материалом для клеток чувствительных нервных узлов (спинальных и краниальных) и

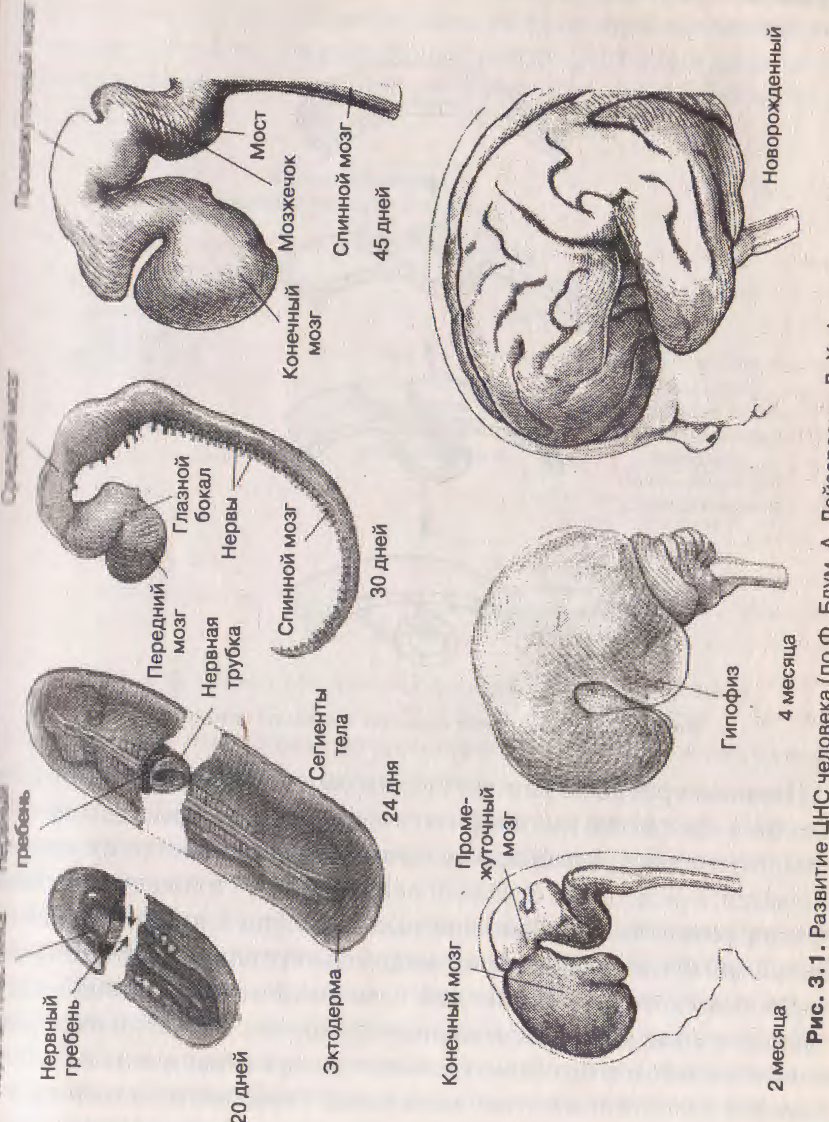


Рис. 3.1. Развитие ЦНС человека (по Ф. Блум, А. Лейзерсон и Л. Хофстедтер, 1988)

узлов вегетативной нервной системы, иннервирующей внутрен-
ние органы.

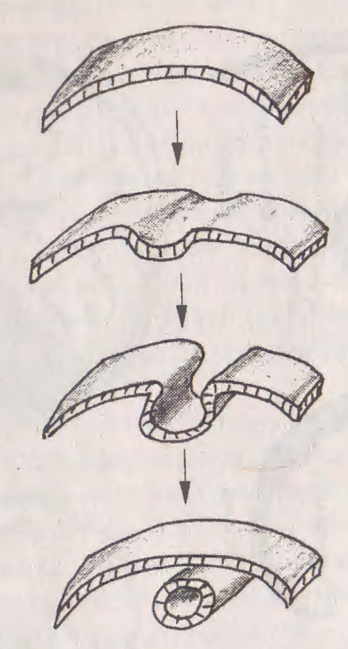


Рис. 3.2. Образование нервной трубки из эктодермы

Нервная трубка на ранней стадии своего развития состоит из одного слоя клеток цилиндрической формы, которые в дальней-шем интенсивно размножаются митозом и количество их увели-чивается; в результате стенка нервной трубки утолщается. В это стадии развития в ней можно выделить три слоя: внутренний *эпендимный* слой, характеризующийся активным митотическим делением клеток; средний слой — *мантийный* (плащевой), кле-точный состав которого пополняется как за счет митотического деления клеток этого слоя, так и путем перемещения их из внут-реннего эпендимного слоя; наружный слой, называемый *крае-вой вуалью.* Последний слой образуется отростками клеток дву предыдущих слоев. В дальнейшем клетки внутреннего слоя пре-вращаются в эпендимоциты, выстилающие центральный канал

спинного мозга. Клеточные элементы мантийного слоя диффе-ренцируются в двух направлениях: часть их превращается в ней-роны, другая часть — в глиальные клетки [3]. Схема дифферен-цировки зачаточных элементов нервной системы показана на рис. 3.3.

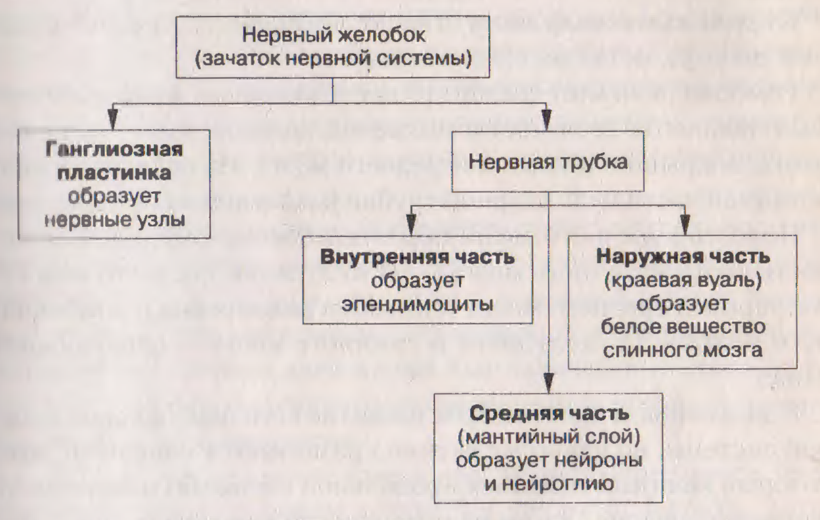


Рис. 3.3. Схема дифференцировки нервной системы человека

Вследствие интенсивного развития передней части медуллярной трубки образуются мозговые пузыри: вначале появляются два пузыря, затем задний пузырь делится еще на два. Образовавшиеся три пузыря дают начало переднему, среднему и ромбовидному мозгу.

Впоследствии из переднего пузыря развиваются два пузыря, дающие начало конечному и промежуточному мозгу. А задний пузырь, в свою очередь, делится на два пузыря, из которых образуется задний мозг и продолговатый, или добавочный, мозг. Таким образом, в результате деления нервной трубки и образования пяти мозговых пузырей с последующим их развитием формируются следующие отделы нервной системы:

- передний мозг, состоящий из конечного и промежуточного мозга;

- ствол мозга, включающий в себя ромбовидный и средний мозг.

Конечный, или *большой, мозг* представлен двумя полушариями (в него входят кора большого мозга, белое вещество, обонятельный мозг, базальные ядра).

К *промежуточному мозгу* относят эпиталамус, передний и задний таламус, металамус, гипоталамус.

Ромбовидный мозг состоит из *продолговатого мозга* и *заднего*, включающего в себя мост и мозжечок, *средний мозг* — из ножек мозга, покрышки и крышки среднего мозга. Из недифференцированной части медуллярной трубки развивается спинной мозг.

Полость конечного мозга образуют боковые желудочки, полость промежуточного мозга — III желудочек, среднего мозга — водопровод среднего мозга (сильвиев водопровод), ромбовидного мозга — IV желудочек и спинного мозга — центральный канал.

В дальнейшем идет быстрое развитие всей центральной нервной системы, но наиболее активно развивается конечный мозг, который начинает делиться продольной щелью большого мозга на два полушария. Затем на поверхности каждого из них появляются борозды, определяющие будущие доли и извилины.

На 4-м месяце развития плода человека появляется поперечная щель большого мозга, на 6-м — центральная борозда и другие главные борозды, в последующие месяцы — второстепенные и после рождения — самые мелкие борозды.

В процессе развития нервной системы важную роль играет миелинизация нервных волокон, в результате которой нервные волокна покрываются защитным слоем миелина и значительно вырастает скорость проведения нервных импульсов. К концу 4-го месяца внутриутробного развития миелин выявляется в нервных волокнах, составляющих восходящие, или афферентные (чувствительные), системы боковых канатиков спинного мозга, тогда как в волокнах нисходящих, или эфферентных (двигательных), систем миелин обнаруживается на 6-м месяце. Приблизительно в это же время наступает миелинизация нервных волокон

задних канатиков. Миелинизация нервных волокон корково-спинномозговых путей начинается на последнем месяце внутриутробной жизни и продолжается в течение года после рождения. Это свидетельствует о том, что процесс миелинизации нервных волокон распространяется вначале на филогенетически более древние, а затем — на более молодые структуры. От последовательности миелинизации определенных нервных структур зависит очередность формирования их функций. Формирование функций также зависит и от дифференциации клеточных элементов и их постепенного созревания, которое длится в течение первого десятилетия.

В постнатальном периоде постепенно происходит окончательное созревание всей нервной системы, в частности ее самого сложного отдела — коры большого мозга, играющей особую роль в мозговых механизмах условно-рефлекторной деятельности, формирующейся с первых дней жизни. Еще один важный этап в онтогенезе — это период полового созревания, когда проходит и половая дифференцировка мозга.

В течение всей жизни человека мозг активно изменяется, приспосабливаясь к условиям внешней и внутренней среды, часть этих изменений носит генетически запрограммированный характер, часть является относительно свободной реакцией на условия существования. Онтогенез нервной системы заканчивается только со смертью человека.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите основные этапы эволюции нервной системы у животных.
2. Каким образом из листка эктодермы образуется нервная трубка?
3. Опишите этапы превращения мозговых пузырей в отделы мозга.
4. Как происходит миелинизация нервных волокон человека в постэмбриональном периоде?

5. Перечислите эволюционные законы развития нервной системы.

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Какой тип нервной системы встречается у кишечнополостных:
   а) диффузный;
   б) лестничный;
   в) узловой;
   г) трубчатый?
2. Какой тип нервной системы встречается у членистоногих:
   а) диффузный;
   б) лестничный;
   в) узловой;
   г) трубчатый?
3. Какой тип нервной системы встречается у рыб:
   а) диффузный;
   б) лестничный;
   в) узловой;
   г) трубчатый?
4. У какой группы позвоночных животных впервые появляется кора мозга:
   а) у рыб;
   б) у рептилий;
   в) у птиц;
   г) у млекопитающих?
5. Как называется период, охватывающий время от оплодотворения до рождения:
   а) постэмбриональный;
   б) послезародышевый;
   в) постнатальный;
   г) пренатальный?

6. Какой отдел центральной нервной системы образуется из недифференцированной части медуллярной трубки:
   а) продолговатый мозг;
   б) спинной мозг;
   в) мозжечок;
   г) средний мозг?

Глава 4
Микроструктура нервной ткани

4.1. Общие принципы строения нервной ткани

Нервная ткань, как и другие ткани человеческого организма, состоит из клеток и межклеточного вещества. Межклеточное вещество является производным глиальных клеток и состоит из волокон и аморфного вещества. Сами нервные клетки делятся на две популяции:

1) собственно нервные клетки — *нейроны*, обладающие способностью вырабатывать и передавать электрические импульсы;
2) вспомогательные *глиальные клетки* (рис. 4.1).



Рис. 4.1. Схема строения нервной ткани

Нейрон — это сложно устроенная высокоспециализированная клетка с отростками, способная генерировать, воспринимать, трансформировать и передавать электрические сигналы, а также способная образовывать функциональные контакты и обмениваться информацией с другими клетками.

С одной стороны, нейрон — это генетическая единица, так как возникает из одного нейробласта, с другой стороны, нейрон — это функциональная единица, так как обладает способностью возбуждаться и реагирует самостоятельно. Таким образом, нейрон — это структурно-функциональная единица нервной системы.

4.2. Нейроглия

Несмотря на то, что глиоциты не способны непосредственно, подобно нейронам, участвовать в переработке информации, их функция чрезвычайно важна для обеспечения нормальной жизнедеятельности мозга. На один нейрон приходится примерно десять глиальных клеток. Как видно из рис. 4.2, нейроглия неоднородна, в ней выделяют *микроглию* и *макроглию*, причем последняя еще разделяется на несколько типов клеток, каждый из которых выполняет свои, специфические функции.

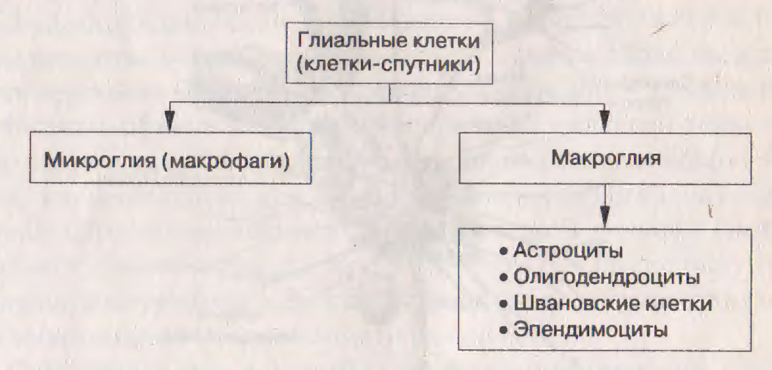


Рис. 4.2. Разновидности глиальных клеток

Микроглия. Представляет собой мелкие, продолговатой формы клетки, с большим количеством сильноветвящихся отростков. У них очень мало цитоплазмы, рибосом, слабо развитая эндоплазматическая сеть и имеются мелкие митохондрии. Микроглиальные клетки являются фагоцитами и играют значительную роль в иммунитете ЦНС. Они могут фагоцитировать (пожирать) болезнетворные микроорганизмы, попавшие в нервную ткань, поврежденные или погибшие нейроны или ненужные клеточные

структуры. Их активность возрастает при различных патологических процессах, протекающих в нервной ткани. Например, их количество резко увеличивается после радиационного поражения мозга. В этом случае вокруг поврежденных нейронов собирается до двух десятков фагоцитов, которые утилизируют погибшую клетку [14].

Астроциты. Это клетки звездчатой формы. На поверхности астроцитов имеются образования — мембраны, которые увеличивают площадь поверхности. Эта поверхность граничит с межклеточным пространством серого вещества. Часто астроциты располагаются между нервными клетками и кровеносными сосудами мозга (рис. 4.3).

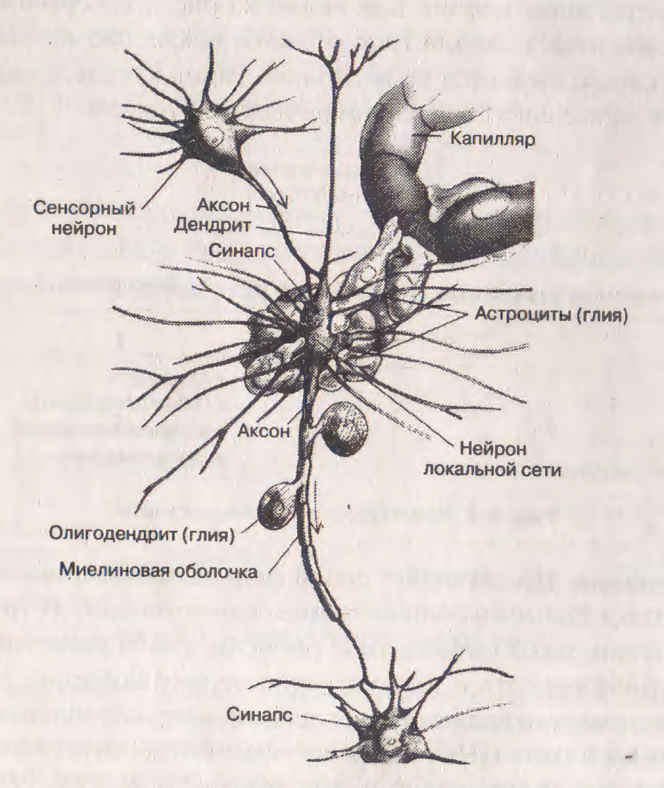


Рис. 4.3. Нейроглиальные взаимоотношения (по Ф. Блум, А. Лейзерсон и Л. Хофстедтер, 1988)

Функции астроцитов различны:

1) создание пространственной сети, опоры для нейронов, своего рода «клеточного скелета»;
2) изоляция нервных волокон и нервных окончаний как друг от друга, так и от других клеточных элементов. Скапливаясь на поверхности ЦНС и на границах серого и белого вещества, астроциты изолируют отделы друг от друга;
3) участие в формировании гематоэнцефалического барьера (барьера между кровью и тканью мозга) – обеспечивается поступление питательных веществ из крови к нейронам;
4) участие в регенерационных процессах в ЦНС;
5) участие в метаболизме нервной ткани – поддерживается активность нейронов и синапсов.

Олигодендроциты. Это мелкие овальные клетки с тонкими, короткими, маловетвящимися, немногочисленными отростками (откуда они и получили свое название). Находятся в сером и белом веществе вокруг нейронов, входят в состав оболочек и в состав нервных окончаний. Их основные функции — трофическая (участие в обмене веществ нейронов с окружающей тканью) и изолирующая (образование миелиновой оболочки вокруг нервов, что необходимо для лучшего проведения сигналов). Вариантом олигодендроцитов в периферической нервной системе являются *шванновские клетки*. Чаще всего они имеют округлую, продолговатую форму. В телах мало органелл, а в отростках много митохондрий и эндоплазматической сети.

Существует два основных варианта шванновских клеток. В п е р в о м случае одна глиальная клетка многократно обматывается вокруг осевого цилиндра аксона, формируя так называемое «мякотное» волокно (рис. 4.4). Такие волокна называются «миелинизированными» из-за *миелина* — жироподобного вещества, образующего мембрану шванновской клетки. Так как миелин имеет белый цвет, то скопления аксонов, покрытых миелином, образует «белое вещество» мозга. Между отдельными глиальными клетками, покрывающими аксон, имеются узкие промежутки — перехваты Ранвье, по имени ученого, их открыв-

щего. В связи с тем, что электрические импульсы движутся по миелинизированному волокну скачкообразно от одного перехвата к другому, такие волокна обладают очень высокой скоростью проведения нервных импульсов.

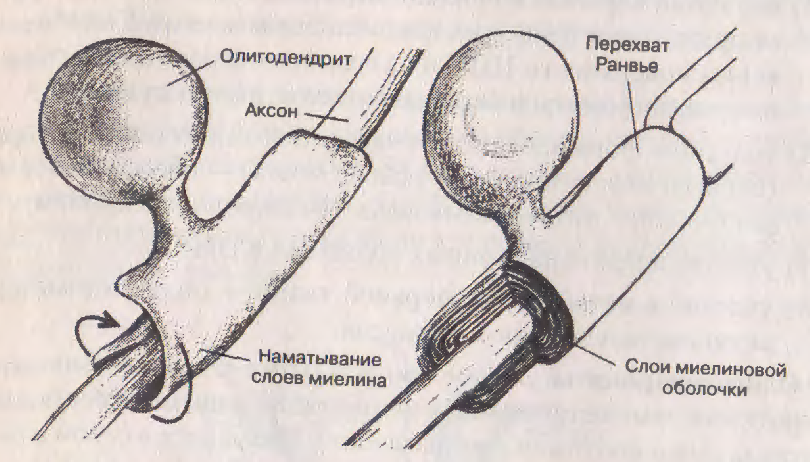


Рис. 4.4. Олигодендроциты (по Ф. Блум, А. Лейзерсон и Л. Хофстедтер, 1988)

Во втором варианте в одну шванновскую клетку погружается сразу несколько осевых цилиндров, образуя нервное волокно *кабельного типа*. Такое нервное волокно будет иметь серый цвет, и оно характерно для вегетативной нервной системы, обслуживающей внутренние органы. Скорость проведения сигналов в нем на 1–2 порядка ниже, чем в миелинизированном волокне.

Эпендимоциты. Эти клетки выстилают желудочки мозга, секретируя спинномозговую жидкость. Они участвуют в обмене ликвора и растворенных в нем веществ. На поверхности клеток, обращенных в спинномозговой канал, имеются реснички, которые своим мерцанием способствуют движению цереброспинальной жидкости.

Таким образом, нейроглия выполняет следующие функции:

1) формирование «скелета» для нейронов;
2) обеспечение защиты нейронов (механическая и фагоцитирующая);

3) обеспечение питания нейронов;
4) участие в образовании миелиновой оболочки;
5) участие в регенерации (восстановлении) элементов нервной ткани.

4.3. Нейроны

Ранее отмечалось, что нейрон — это высокоспециализированная клетка нервной системы. Как правило, он имеет звездчатую форму, благодаря чему в нем различают тело (*сому*) и отростки (*аксон и дендриты*). Аксон у нейрона всегда один, хотя он может ветвиться, образуя два и более нервных окончания, а дендритов может быть достаточно много. По форме тела можно выделить звездчатые, шаровидные, веретенообразные, пирамидные, грушевидные и т. д. Некоторые разновидности нейронов, отличающихся по форме тела, приведены на рис. 4.5.

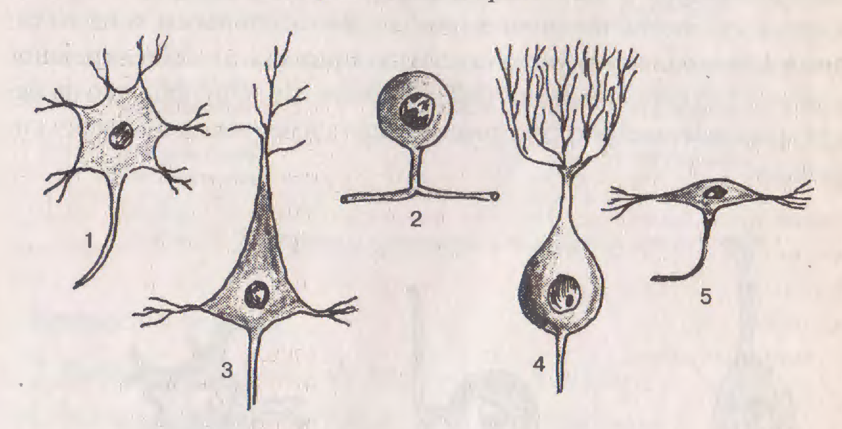


Рис. 4.5. Классификация нейронов по форме тела:
1 — звездчатые нейроны (мотонейроны спинного мозга); 2 — шаровидные нейроны (чувствительные нейроны спинномозговых узлов); 3 — пирамидные клетки (кора больших полушарий); 4 — грушевидные клетки (клетки Пуркинье мозжечка); 5 — веретенообразные клетки (кора больших полушарий)

Другой, более распространенной классификацией нейронов является их разделение на группы по числу и строению отростков. В зависимости от их количества нейроны делятся на *унипо-*

лярные (один отросток), *биполярные* (два отростка) и *мультиполярные* (много отростков) (рис. 4.6).

Униполярные клетки (без дендритов) не характерны для взрослых людей и наблюдаются только в процессе эмбриогенеза. Вместо них в организме человека имеются так называемые *псевдоуниполярные* клетки, у которых единственный аксон разделяется на две ветви сразу же после выхода из тела клетки. Биполярные нейроны имеют один дендрит и один аксон. Они имеются в сетчатке глаза и передают возбуждение от фоторецепторов к ганглионарным клеткам, образующим зрительный нерв. Мультиполярные нейроны (имеющие большое количество дендритов) составляют большинство клеток нервной системы.

Размеры нейронов колеблются от 5 до 120 мкм и составляют в среднем 10–30 мкм. Самыми большими нервными клетками человеческого тела являются мотонейроны спинного мозга и гигантские пирамиды Беца коры больших полушарий. И те и другие клетки являются по своей природе двигательными, и их величина обусловлена необходимостью принять на себя огромное количество аксонов от других нейронов. Подсчитано, что на некоторых мотонейронах спинного мозга имеется до 10 тысяч синапсов.

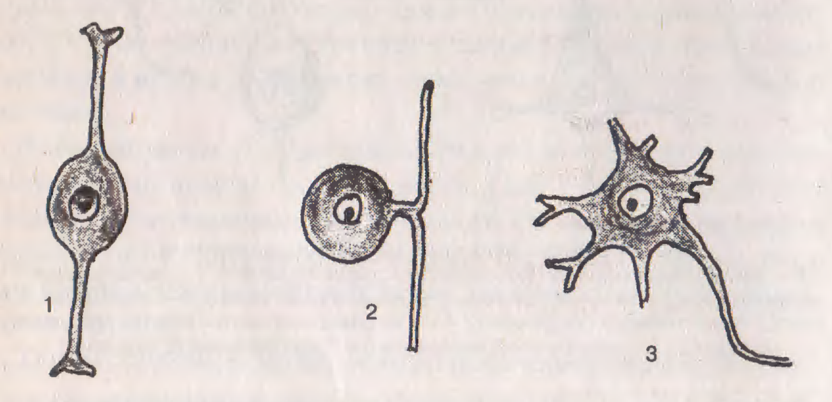


Рис. 4.6. Классификация нейронов по количеству отростков: 1 — биполярные нейроны; 2 — псевдоуниполярные нейроны; 3 — мультиполярные нейроны

Третья классификация нейронов — по выполняемым функциям. Согласно этой классификации, все нервные клетки можно разделить на *чувствительные*, *вставочные* и *двигательные* (см. рис. 6.5). Так как «двигательные» клетки могут посылать приказы не только мышцам, но и железам, то нередко к их аксонам применяют термин *эфферентный*, т. е. направляющий импульсы от центра к периферии. Тогда чувствительные клетки будут называться *афферентными* (по которым нервные импульсы движутся от периферии к центру).

Таким образом, все классификации нейронов можно свести к трем, наиболее часто применяемым (рис. 4.7).

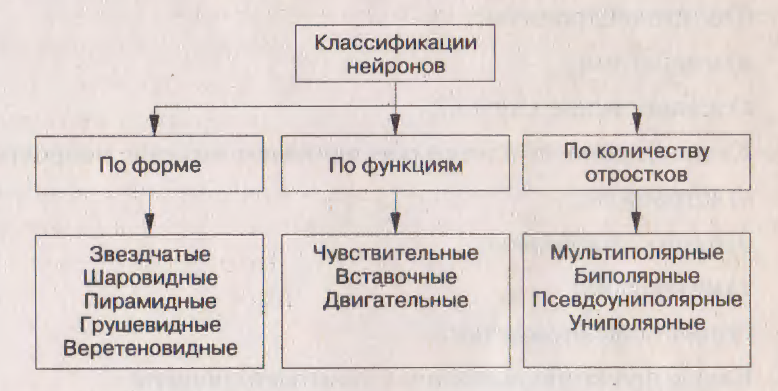


Рис. 4.7. Варианты классификаций нервных клеток

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Из каких компонентов состоит нервная ткань?
2. Какую функцию выполняют глиальные клетки?
3. Какую форму могут иметь нервные клетки?
4. На какие типы (в зависимости от количества отростков) делятся нейроны?
5. Как подразделяются нервные клетки в соответствии с выполняемой ими функцией?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Что является структурно-функциональной единицей нервной системы:

   а) нейроглия;

   б) нейрон;

   в) астроцит;

   г) олигодендроцит?

2. Какие клетки нервной ткани способны к фагоцитозу:

   а) астроциты;

   б) олигодендроциты;

   в) микроглия;

   г) шванновские клетки?

3. Какие глиальные клетки обеспечивают питание нейронов:

   а) астроциты;

   б) олигодендроциты;

   в) микроглия;

   г) шванновские клетки?

4. Какую функцию выполняют олигодендроциты:

   а) принимают участие в формировании гематоэнцефалического барьера;

   б) участвуют в регенерационных процессах;

   в) образуют миелиновую оболочку вокруг нейронов и их аксонов;

   г) обеспечивают поступление питательных веществ?

5. В каком отделе ЦНС встречаются пирамидные нейроны:

   а) в спинном мозге;

   б) в среднем мозге;

   в) в мозжечке;

   г) в коре больших полушарий?

6. Как называются нейроны, имеющие много коротких отростков:

   а) униполярные;

   б) биполярные;

   в) мультиполярные;

   г) псевдоуниполярные?

Глава 5
Организация нервной клетки

Нейрон является основным клеточным элементом нервной ткани, обладающим высоким уровнем дифференцировки. В нейроне различают как ультраструктурные элементы, характерные для любой клетки организма, так и элементы, являющиеся уникальными для нейрона (рис. 5.1).

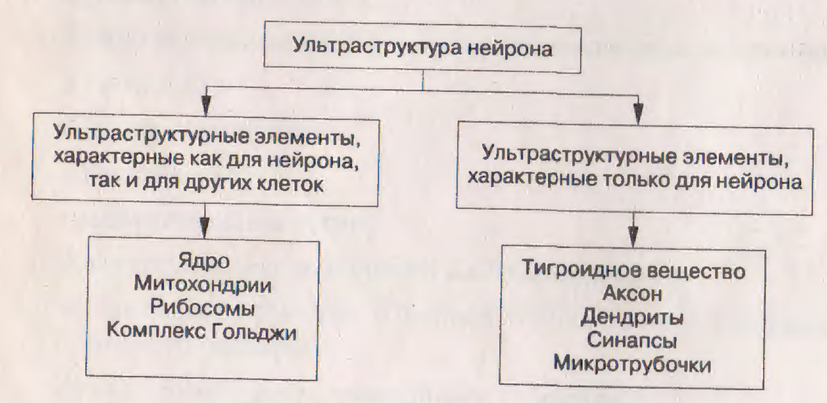


Рис. 5.1. Микроструктуры нейрона

Нейрон можно разделить на тело (в котором содержится цитоплазма и ядро) и периферическую зону (к ней относится дендритическая зона клетки и осевой цилиндр аксона). Дендритическая часть является рецепторной зоной, так как именно на ней расположено наибольшее количество синапсов, которые обеспечивают сбор информации от других нейронов или из окружающей среды. Особую чувствительность имеет место у основания аксона — так называемый *аксонный холмик*. Именно в этом мес-

те чаще всего возникает возбуждение, которое потом распространяется вдоль аксона.

При окрашивании нервной ткани анилиновыми красителями в цитоплазме нервных клеток выявляется *базофильное вещество* в виде глыбок и зерен различных размеров и формы[1].

Базофильные глыбки локализуются в теле нейрона и его дендритах, но никогда не обнаруживаются в аксонах и их конусовидных основаниях — аксонных холмиках (рис. 5.2, *а*). Базофильные глыбки цитоплазмы нейронов характеризуются высоким содержанием рибонуклеопротеидов и являются по своей сути гранулярной эндоплазматической сетью. Обилие эндоплазматической сети в нейронах соответствует высокому уровню синтетических процессов в цитоплазме, в частности, биосинтеза белков. Степень ориентации цистерн гранулярной эндоплазматической сети в нейронах разных типов неодинакова. Максимально упорядоченно они располагаются в мотонейронах спинного мозга [3].

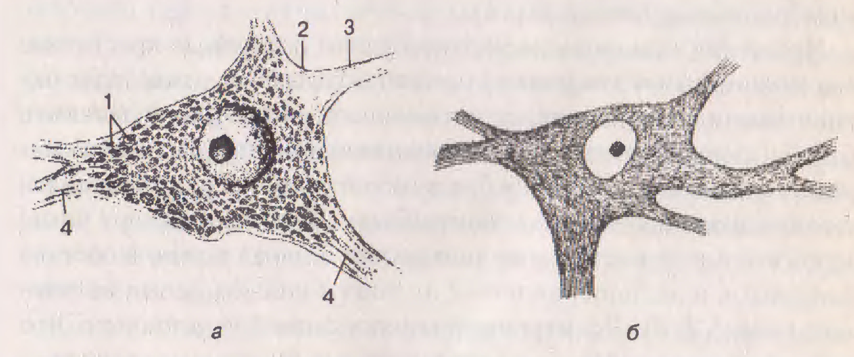


Рис. 5.2. Базофильное вещество и нейрофибриллярный аппарат в нервных клетках: *а* — базофильное вещество: 1 — глыбки базофильного вещества; 2 — аксональный холмик; 3 — аксон; 4 — дендриты; *б* — нейрофибриллярный аппарат нервной клетки [3]

Для аксонов, не имеющих органелл, синтезирующих белок, характерен постоянный ток цитоплазмы от тела клетки по направлению к синапсам со скоростью от 1 мм и выше в сутки, поддер-

[1] Другие названия — «субстанция Ниссля» или «тигроид».

живающий их целостность и функциональную активность. При нарушении нормальной деятельности эндоплазматической сети каким-либо повреждающим агентом (например, радиацией) в периферические синапсы со временем перестают поступать медиаторы и другие вещества, необходимые для их работы. Поэтому через 1–2 месяца после облучения метаболизм нейронов начинает ухудшаться вплоть до полной блокировки электрических импульсов. Такое явление наблюдается во время «отсроченной» гибели нейронов, вызванной локальным облучением участков нервной ткани[1].

Если же нервная ткань подвергается массированному воздействию очень больших доз радиации, то гибель нейронов наступает очень быстро из-за разрушения нейронных мембран[2].

Таким образом, можно говорить о двух формах гибели нервных клеток, одна из которых вызвана повреждением генетического аппарата нейрона, а вторая — нарушением целостности его мембранных органоидов [14].

Применяя при окраске нервной ткани различные красители, мы можем выявлять различные структуры. Например, при окрашивании нервных клеток метиленовой синью можно выявить базофильное вещество, а при окрашивании (импрегнации) нервной ткани нитратом серебра в цитоплазме нейронов выявляются *нейрофибриллы* и *микротрубочки*. Первые образуют плотную сеть в теле клетки и ориентированы параллельно в составе дендритов и аксонов, включая их тончайшие концевые ветвления (рис. 5.2, *б*). Электронной микроскопией установлено, что нейрофибриллам соответствуют пучки нейрофиламентов (тонких волокон) диаметром 6–10 нм и микротрубочек диаметром 20–30 нм, расположенных в теле и дендритах между базофильными глыбками и ориентированных параллельно в аксоне. Как уже отмечалось выше, микротрубочки нужны нейрону для организации тока синтезированных в тигроиде медиаторов по аксону от сомы клетки до синаптического окончания.

[1] Например, как последствие лучевой терапии злокачественных опухолей мозга.

[2] Этот феномен получил название «церебральной гибели» организма, вызванной резким нарушением функции мозга при дозах облучения более 100 Гр.

Комплекс Гольджи в нервных клетках при световой микроскопии виден как скопление различных по форме колечек, извитых нитей, зернышек, распределенных в средней зоне тела клетки. Под электронным микроскопом выявляются многочисленные, типичные для этой органеллы структуры. Особенно четко комплекс Гольджи выявляется в чувствительных нейронах спинномозговых узлов.

Митохондрии расположены как в теле нейрона, так и во всех его отростках. Нервная ткань потребляет очень много энергии, необходимой для функционирования Na/K-насоса и поддержания постоянного мембранного потенциала, необходимого для генерации электрических импульсов. Чтобы осознать масштабы производства электрической энергии нервной таканью, можно обратить внимание на то, что каждую секунду нервная система человека генерирует несколько миллиардов нервных импульсов! Для выработки этой энергии нужно много АТФ, которая вырабатывается в митохондриях. Кроме того, большое количество АТФ необходимо для функционирования синаптического аппарата — как для разрушения синаптических пузырьков, так и для поглощения медиатора (или продуктов его распада) обратно в синапс. Поэтому особенно богата митохондриями цитоплазма нервных клеток в концевых аппаратах аксонах — в синапсах (рис. 5.3).

Хотя зрелые нервные клетки не делятся, наличие *клеточного центра* в настоящее время установлено в нейронах почти всех отделов нервной системы. Он находится чаще всего около ядра нейрона.

Специфическими элементами нервных клеток являются их отростки — аксон и дендриты. Длинный отросток нейрона — аксон специализируется на проведении нервного импульса от тела клетки. Пучки аксонов образуют *нервы*. Обычно аксоны длиннее дендритов и менее ветвисты. Аксон нейрона может быть покрыт слоем миелина, который изолирует нерв и ускоряет проведение по нему, хотя часть аксонов не имеют миелиновой оболочки.

Основное отличие аксона от дендрита — наличие *синапса* на его окончании. Понятие синапса ввел английский физиолог Шеррингтон. Синапс — это специализированный контакт, через который осуществляется передача из нейрона или на нейрон возбуждающих или тормозящих влияний (рис. 5.3).

Он представляет собой расширенную часть аксона, в которой располагаются синаптические пузырьки, заполненные медиатором (ацетилхолином, адреналином и др.). Если к синапсу поступает нервный импульс, пузырьки лопаются и медиатор выходит в синаптическую щель — к постсинаптической мембране следующей нервной клетки или рабочего органа. Таким образом информация передается к следующему нейрону, мышце или железе.

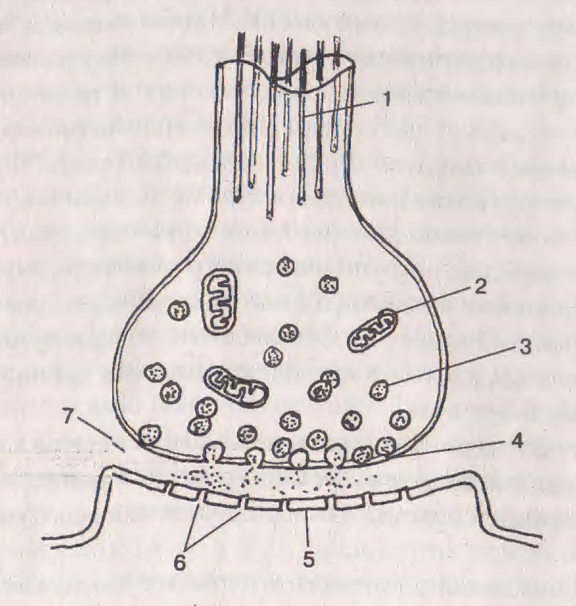


Рис. 5.3. Строение синапса:
1 — микротрубочки; 2 — митохондрии; 3 — синаптические пузырьки с медиатором; 4 — пресинаптическая мембрана; 5 — постсинаптическая мембрана; 6 — рецепторы; 7 — синаптическая щель

В основу классификаций синапсов положено разделение синапсов по месту контакта. Основными являются три вида синапсов:

1) аксосоматический;
2) аксодендритический;
3) аксоаксонный.

У низших видов животных выявлены соматоаксонные, соматодендритические, соматосоматичные, дендросоматные (рис. 5.4, 5.5).



Рис. 5.4. Классификация синапсов

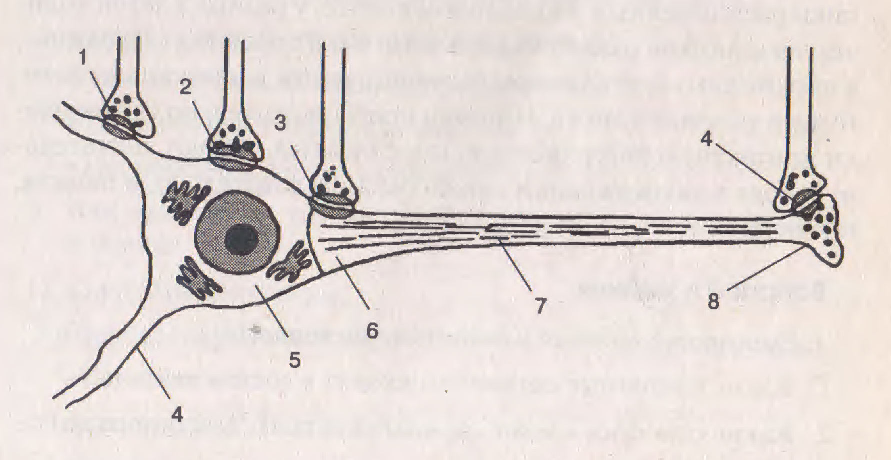


Рис. 5.5. Расположение основных видов синапсов на теле нейрона:
1 — аксодендритический синапс; 2 — аксосоматический синапс; 3 — аксоаксонный синапс; 4 — дендрит; 5 — сома; 6 — аксонный холмик; 7 — аксон; 8 — пресинаптическое окончание

Аксосоматические и аксодендритические синапсы могут быть возбуждающими или тормозными, в зависимости от природы медиатора и рецепторов постсинаптической мембраны. Аксо-аксонные синапсы являются тормозными, так как блокируют проведение возбуждения по аксону принимающей клетки при помощи пресинаптического торможения.

Дендриты — короткие ветвящиеся образования, напоминающие ветви дерева (откуда и пошло их название), хотя у чувствительных нейронов дендриты могут быть длинными и прямыми. По дендритам нервный импульс движется к телу клетки, в то время как по аксону — наоборот. Способ разветвления у различных типов нейронов относительно постоянный. Дендриты отходят от любой части сомы, отход дендрита представляет собой коническое возвышение, которое продолжается в главный стволовой дендрит, а уже он подразделяется на перифиричные, вторичные, тройничные ветви.

На дендритах есть специализированные образования, называемые *шипиковым аппаратом*. Шипиковый аппарат представлен цистернами эндоплазматического ретикулума. Чаще всего шипики расположены в утолщенном конусе, у разных клеток количество шипиков различно, больше всего их в клетках Пуркинье, в пирамидных клетках коры головного мозга, в клетках хвостатого ядра головного мозга. Шипики предположительно увеличивают контактную поверхность и, как считается, играют значительную роль в модификации синапсов, а следовательно, в памяти, обучении и т. д.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Какие клеточные органеллы входят в состав нейрона?
2. Какие отростки имеют нервные клетки? Чем они различаются?
3. Какую роль играют шипики в деятельности мозга?
4. Как устроен синапс?

5. Какие бывают синапсы (в зависимости от их локализации на нейронах)?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Какие ультраструктурные элементы клетки характерны не только для нейрона, но и для других клеток человека:
   а) тигроид;
   б) ядрышко;
   в) дендриты;
   г) аксон?
2. Какие ультраструктурные элементы клетки характерны только для нейрона и отсутствуют в других клетках человека:
   а) рибосомы;
   б) митохондрии;
   в) эндоплазматическая сеть;
   г) синапсы?
3. Чем аксон принципиально отличается от дендрита:
   а) аксон один, а дендритов всегда много;
   б) аксон длинный, а дендриты короткие;
   в) дендриты ветвятся, а аксон — нет;
   г) на конце аксона есть синапс?
4. Как называется синапс, оканчивающийся на теле другого нейрона:
   а) аксосоматический;
   б) аксодендритический;
   в) аксоаксонный;
   г) дендросоматический?
5. Какой синапс всегда является тормозным:
   а) аксосоматический;
   б) аксодендритический;

в) аксоаксонный;

г) дендросоматический?

6. Какая часть нервной клетки может быть покрыта миелином:

а) тело;

б) аксон;

в) дендрит;

г) синапс?

Глава 6
Строение спинного мозга

6.1. Общий обзор спинного мозга

Спинной мозг лежит в позвоночном канале и представляет собой тяж длиной 41–45 см (у взрослого человека среднего роста). Он начинается на уровне нижнего края большого затылочного отверстия, где выше расположен головной мозг. Нижняя часть спинного мозга сужается в виде *конуса* спинного мозга. Вначале, на втором месяце внутриутробной жизни, спинной мозг занимает весь позвоночный канал, а затем вследствие более быстрого роста позвоночника отстает в росте и перемещается вверх.

Ниже уровня окончания спинного мозга находится *терминальная нить*, окруженная корешками спинномозговых нервов и оболочками спинного мозга (рис. 6.1).

Спинной мозг имеет два утолщения: шейное и поясничное. В этих утолщениях находятся скопления нейронов, иннервирующих конечности, и из этих утолщений выходят нервы, идущие к рукам и ногам. В поясничном отделе корешки идут параллельно концевой нити и образуют пучок, носящий название конского хвоста.

Передней срединной щелью и задней срединной бороздкой спинной мозг делится на две симметричные половины. Эти половины, в свою очередь, имеют по две слабовыраженные продольные борозды, из которых выходят передние и задние корешки, формирующие затем спинномозговые нервы. Благодаря наличию борозд каждая из половин спинного мозга разделена на три продольных тяжа, называемых канатиками: передний, боковой

и задний. Между передней срединной щелью и переднебоковой бороздой (местом выхода передних корешков спинного мозга) с каждой стороны находится *передний канатик*. Между переднебоковой и заднебоковой бороздами (вход задних корешков) на поверхности правой и левой сторон спинного мозга формируется *боковой канатик*. Позади заднебоковой борозды, по бокам от задней срединной борозды, находится *задний канатик* спинного мозга (рис. 6.2).



Рис. 6.1. Расположение спинного мозга в спинномозговом канале позвоночника

Передний корешок образован аксонами двигательных (моторных) нейронов. По нему нервные импульсы направляются от спинного мозга к органам. Именно поэтому он «выходит». *Задний*

корешок, чувствительный, образован совокупностью аксонов псевдоуниполярных нейронов, чьи тела образуют *спинномозговой узел*, располагающийся в позвоночном канале за пределами ЦНС. По этому корешку в спинной мозг поступает информация от внутренних органов. Поэтому этот корешок «входит». На протяжении спинного мозга с каждой стороны имеется 31 пара корешков, образующих 31 пару спинномозговых нервов.

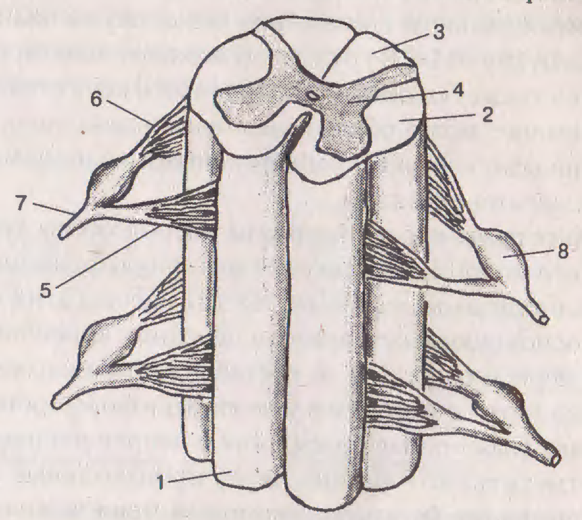


Рис. 6.2. Канатики и корешки спинного мозга:
1 — передние канатики; 2 — боковые канатики; 3 — задние канатики; 4 — серое вещество; 5 — передние корешки; 6 — задние корешки; 7 — спинномозговые нервы; 8 — спинномозговые узлы

Участок спинного мозга, соответствующий двум парам корешков спинномозговых нервов (двум передним и двум задним, по одному с каждой стороны), называют *сегментом спинного мозга*. Различают 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1 копчиковый сегмент (всего 31 сегмент).

6.2. Внутреннее строение спинного мозга

Спинной мозг состоит из серого и белого вещества. Серое вещество со всех сторон окружено белым, т. е. тела нейронов со всех сторон окружены проводящими путями.

6.2.1. Серое вещество спинного мозга

В каждой из половин спинного мозга серое вещество образует два неправильной формы вертикальных тяжа с передними и задними выступами — столбами, соединенными перемычкой, в середине которых заложен центральный канал, проходящий вдоль спинного мозга и содержащий спинномозговую жидкость. Вверху канал сообщается с IV желудочком головного мозга.

При горизонтальном срезе серое вещество напоминает «бабочку» или букву «Н». В грудном и верхнем поясничном отделах имеются также боковые выступы серого вещества. Серое вещество спинного мозга образовано телами нейронов, частично безмиелиновыми и тонкими миелиновыми волокнами, а также нейроглиальными клетками.

В *передних рогах* серого вещества расположены тела нейронов спинного мозга, выполняющих моторную функцию. Это так называемые *корешковые клетки*, так как аксоны этих клеток составляют основную массу волокон передних корешков спинномозговых нервов (рис. 6.3). В составе спинномозговых нервов они направляются к мышцам и участвуют в формировании позы и движениях (как произвольных, так и непроизвольных). Здесь следует отметить, что именно через произвольные движения осуществляется все богатство взаимодействия человека с окружающим миром, как точно отметил И. М. Сеченов в работе «Рефлексы головного мозга». В своей концептуальной книге великий русский физиолог писал: «Смеется ли ребенок при виде игрушки... дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон законы всемирного тяготения и пишет их на бумаге — везде окончательным фактом является мышечное движение» [8; с. 33].

Другой крупный физиолог XIX в., Ч. Шеррингтон ввел понятие спинномозговой «воронки», подразумевая, что на мотонейронах спинного мозга сходится множество нисходящих влияний со всех этажей ЦНС — от продолговатого мозга до коры больших полушарий. Для обеспечения такого взаимодействия двигательных клеток передних рогов с другими участками ЦНС на мотонейронах образуется огромное количество синапсов —

до 10 тысяч на одной клетке, а сами они относятся к наиболее крупным клеткам человека [12].

В составе задних рогов имеется большое количество *вставочных нейронов* (интернейронов), с которыми контактирует большая часть аксонов, идущих от чувствительных нейронов, расположенных в спинальных ганглиях в составе задних корешков. Вставочные нейроны спинного мозга делятся на две группы, которые, в свою очередь, подразделяются на более мелкие популяции — это *внутренние клетки* (*neurocytus internus*) и *пучковые клетки* (*neurocytus funicularis*) [3; с. 266].



Рис. 6.3. Разновидности клеток спинного мозга

В свою очередь, внутренние клетки делятся на *ассоциативные нейроны*, аксоны которых заканчиваются на разных уровнях в пределах серого вещества своей половины спинного мозга (что обеспечивает связь между разными уровнями с одной стороны спинного мозга), и *комиссуральные* нейроны, аксоны которых заканчиваются на противоположной стороне спинного мозга (этим достигается функциональная связь двух половин спинного мозга). Отростки обоих типов нейронов нервных клеток заднего рога осуществляют связь с нейронами выше- и нижележащих соседних сегментов спинного мозга, помимо этого они могут контактировать и с мотонейронами своего сегмента.

На уровне грудных сегментов в структуре серого вещества появляются боковые рога. В них находятся *центры вегетативной*

нервной системы. В боковых рогах грудного и верхних сегментах поясничного отделов спинного мозга расположены спинальные центры *симпатической нервной системы,* которые иннервируют сердце, сосуды, бронхи, пищеварительный тракт, мочеполовую систему. Здесь находятся нейроны, чьи аксоны связанны с периферическими *симпатическими ганглиями* (рис. 6.4).

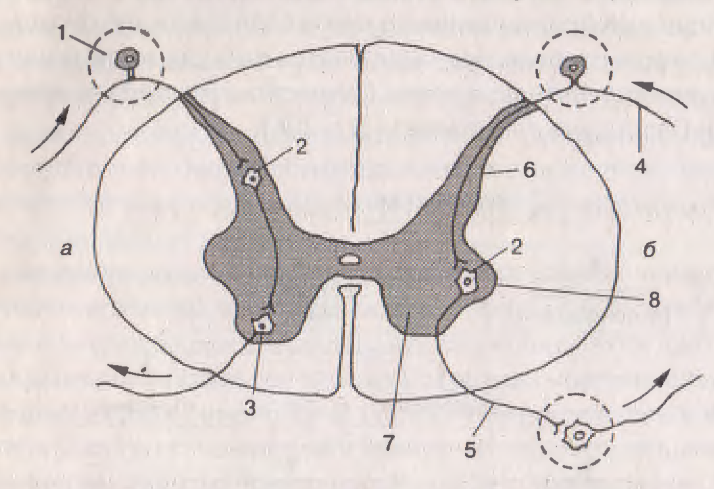


Рис. 6.4. Соматическая и вегетативная рефлекторная дуга спинного мозга: *а* — соматическая рефлекторная дуга; *б* — вегетативная рефлекторная дуга; 1 — чувствительный нейрон; 2 — вставочный нейрон; 3 — двигательный нейрон; 4 — задний (чувствительный) корешок; 5 — передний (двигательный) корешок; 6 — задние рога; 7 — передние рога; 8 — боковые рога

Нервные центры спинного мозга являются рабочими центрами. Их нейроны непосредственно связаны и с рецепторами, и с рабочими органами. Надсегментарные центры ЦНС непосредственного контакта с рецепторами или органами-эффекторами не имеют. Они обмениваются с периферией информацией посредством сегментарных центров спинного мозга.

6.2.2. Белое вещество

Белое вещество спинного мозга составляет передний, боковой и задний канатики и образовано преимущественно продольно идущими миелинизированными нервными волокнами, формирующими проводящие пути. Выделяют три основных вида волокон:

1) волокна, соединяющие участки спинного мозга на различных уровнях;
2) двигательные (нисходящие) волокна, идущие из головного мозга в спинной к мотонейронам, лежащим в передних рогах спинного мозга и дающим начало передним двигательным корешкам;
3) чувствительные (восходящие) волокна, которые частично являются продолжением волокон задних корешков, частично — отростками клеток спинного мозга и восходят кверху к головному мозгу.

6.3. Рефлекторные дуги спинного мозга

Перечисленные выше анатомические образования являются морфологическим субстратом рефлексов, в том числе замыкающихся в спинном мозге.

Простейшая рефлекторная дуга включает чувствительный и эффекторный (двигательный) нейроны, по которым нервный импульс движется от рецептора к рабочему органу, называемому эффектором (рис. 6.5, *а*). Примером простейшего рефлекса может служить *коленный рефлекс,* возникающий в ответ на кратковременное растяжение четырехглавой мышцы бедра легким ударом по ее сухожилию ниже коленной чашечки. После короткого латентного (скрытого) периода происходит сокращение четырехглавой мышцы, в результате которого приподнимается свободно висящая нижняя часть ноги.

Однако большая часть спинальных рефлекторных дуг имеет трехнейронное строение (рис. 6.5, *б*). Тело первого чувствительного (псевдоуниполярного) нейрона находится в спинномозговом узле. Его длинный отросток связан с рецептором, воспринимающим внешнее или внутреннее раздражение. От тела нейрона по короткому аксону нервный импульс через чувствительные корешки спинномозговых нервов направляется в спинной мозг, где образует синапсы с телами вставочных нейронов. Аксоны вставочных нейронов могут передавать информацию в вышележащие отделы ЦНС или к мотонейронам спинного мозга. Аксон

мотонейрона в составе передних корешков выходит из спинного мозга как часть спинномозговых нервов и направляется к рабочему органу, вызывая изменение его функции.

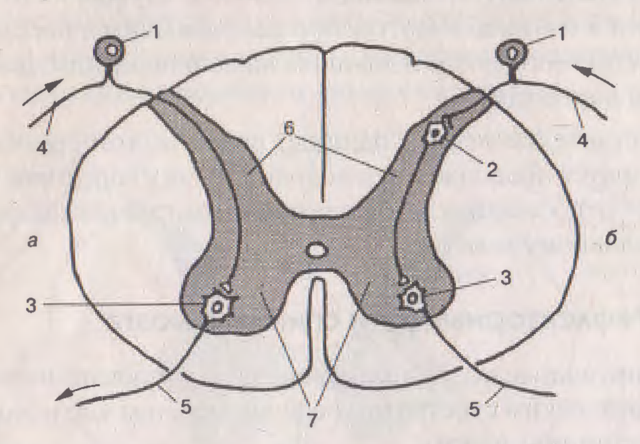


Рис. 6.5. Рефлекторные дуги спинного мозга:
а — двухнейронная рефлекторная дуга; *б* — трехнейронная рефлекторная дуга; 1 — чувствительный нейрон; 2 — вставочный нейрон; 3 — двигательный нейрон; 4 — задний (чувствительный) корешок; 5 — передний (двигательный) корешок; 6 — задние рога; 7 — передние рога

Каждый спинальный рефлекс, вне зависимости от выполняемой функции, имеет свое рецептивное поле и свою локализацию (место нахождения), свой уровень. Кроме двигательных рефлекторных дуг на уровне грудного и крестцового отделов спинного мозга замыкаются вегетативные рефлекторные дуги, осуществляющие контроль нервной системы за деятельностью внутренних органов.

6.4. Проводящие пути спинного мозга

Различают восходящие и нисходящие пути спинного мозга. По первым информация от рецепторов и самого спинного мозга поступает в вышележащие отделы ЦНС (табл. 6.1), по вторым информация из высших центров мозга направляется к мотонейронам спинного мозга (табл. 6.2). Схема расположения проводящих путей на срезе спинного мозга показана на рис. 6.6.

Таблица 6.1

Основные восходящие пути спинного мозга

Название	Каким нейроном начинаются	Куда направляются	Где проходят	Какую информацию несут
Тонкий	Чувствительными клетками спинномозговых ганглиев	В продолговатый мозг, затем в таламус и в сенсорную кору	В задних канатиках СМ	Сознательная мышечная, кожная и тактильная чувствительность
Клиновидный				
Задний спинномозжечковый	Чувствительными клетками спинномозговых ганглиев	В мозжечок	В боковых канатиках СМ	Бессознательные проприоцептивные импульсы
Передний спинномозжечковый	Чувствительными клетками спинномозговых ганглиев			
Спинноталамический	Чувствительными клетками спинномозговых ганглиев	В таламус и в сенсорную кору	В передних и боковых канатиках СМ	Температурные и болевые раздражители

Таблица 6.2

Основные нисходящие пути спинного мозга

Название	Каким нейроном начинаются	Куда направляются	Где проходят	Какую информацию несут
Кортикоспинальный	Нейронами моторных зон коры	К мотонейронам спинного мозга	В передних канатиках и боковых канатиках	Сознательные движения
Руброспинальный	Нейронами красных ядер среднего мозга		В боковых канатиках	Бессознательный двигательный путь
Ретикулоспинальный	Нейронами ядер ретикулярной формации		В передних канатиках	Равновесие и координация движений
Тектоспинальный	Нейронами покрышки среднего мозга		В передних канатиках	Обеспечивает рефлекторные защитные движения при зрительных и слуховых раздражителях

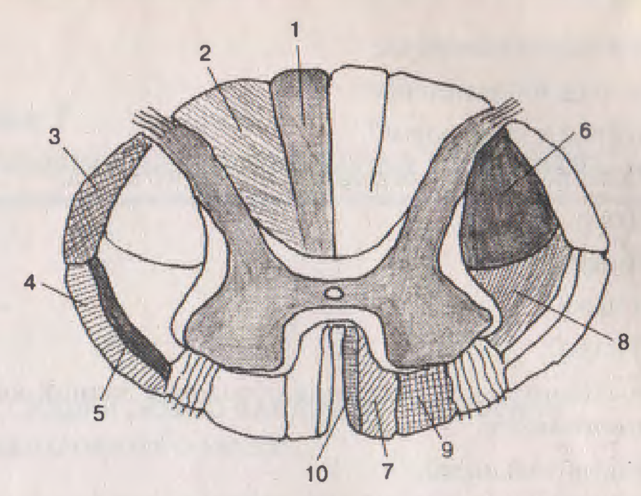


Рис. 6.6. Проводящие пути спинного мозга:
1 — нежный (тонкий); 2 — клиновидный; 3 — задний спинномозжечковый; 4 — передний спинномозжечковый; 5 — спинноталамический; 6 — кортикоспинальный боковой; 7 — кортикоспинальный передний; 8 — руброспинальный; 9 — ретикулоспинальный; 10 — тектоспинальный

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Дайте общий обзор спинного мозга.
2. Опишите внутреннее строение спинного мозга.
3. Дайте характеристику рефлекторным дугам спинного мозга.
4. Перечислите восходящие пути СМ.

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Какова длина спинного мозга человека:
   а) 31–33 см;
   б) 41–45 см;
   в) 45–51 см;
   г) 60–75 см?
2. Какие утолщения имеет спинной мозг:
   а) шейное и грудное;

б) шейное и поясничное;

в) грудное и поясничное;

г) шейное и крестцовое?

3. Сколько пар нервов отходят от спинного мозга:

а) 29 пар;

б) 30 пар;

в) 31 пара;

г) 33 пары?

4. Отростками каких нейронов образован задний корешок спинного мозга:

а) чувствительными;

б) вставочными;

в) двигательными;

г) все ответы верны?

5. Аксоны каких нейронов заканчиваются на противоположной стороне спинного мозга:

а) комиссуральных;

б) чувствительных;

в) мотонейронов;

г) ассоциативных?

6. Где в спинном мозге находятся вегетативные центры симпатической нервной системы:

а) на уровне шейных сегментов;

б) на уровне крестцовых сегментов;

в) на уровне копчиковых сегментов;

г) на уровне грудных сегментов?

Глава 7
Строение заднего отдела головного мозга

7.1. Общий обзор клеточного строения продолговатого мозга

В заднем отделе головного мозга серое вещество представлено многочисленными ядрами, окруженными белым веществом: лишь в каудальном отделе продолговатого мозга еще обнаруживается продолжение передних и задних рогов спинного мозга, однако в краниальном направлении единые скопления нейронов разделяются проводящими путями, формируя ядра. Ядра ствола мозга подразделяются на чувствительные, двигательные и ассоциативные [2].

Чувствительные ядра являются гомологами ядер задних рогов спинного мозга — в них сосредоточены тела и дендриты мультиполярных вставочных нейронов, на которых оканчиваются аксоны псевдоуниполярных или биполярных клеток, несущие сенсорную информацию.

Двигательные ядра содержат мотонейроны, аксоны которых оканчиваются на волокнах соматической мускулатуры. К двигательным ядрам часто относят и вегетативные ядра продолговатого и среднего мозга, содержащие тела нейронов, аксоны которых образуют преганглионарные волокна, направляющиеся в парасимпатические нервные узлы в составе III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов.

Ассоциативные (переключательные, релейные) ядра содержат скопления ассоциативных мультиполярных клеток, которые обеспечивают формирование многонейронных рефлектор-

ных дуг путем переключения нервных импульсов, идущих к коре полушарий или мозжечка, или в обратном направлении — от коры к стволу мозга и центрам спинного мозга.

Белое вещество ствола мозга имеет то же гистологическое строение, что и в спинном мозге, и состоит из пучков нервных волокон, образующих восходящие и нисходящие тракты, которые связывают разные отделы ЦНС.

В состав заднего отдела мозга входит продолговатый мозг, мост, мозжечок и перешеек. Последний состоит из верхних ножек мозжечка, верхнего мозгового паруса и треугольников слуховой петли.

7.2. Продолговатый мозг

7.2.1. Общий обзор продолговатого мозга

Продолговатый мозг находится на скате черепа и является продолжением спинного мозга, а от моста он отделен бульбарно-мостовой бороздой. На поверхности продолговатого мозга имеются борозды и щели, аналогичные бороздам и щелям спинного мозга. Передняя срединная щель является продолжением одноименной борозды спинного мозга. На заднюю поверхность продолговатого мозга продолжается задняя срединная борозда из спинного мозга. Задняя срединная борозда доходит до нижнего угла ромбовидной ямки, являющейся дном IV желудочка.

С боков от передней срединной щели расположены *пирамиды*, большая часть волокон которых взаимно перекрещиваются и уходят в спинной мозг в качестве проводящих путей.

Латеральнее пирамид лежат *оливы*, отделенные от пирамид переднелатеральной бороздой. В оливах содержатся три группы скоплений нейронов. Это ядра олив. Они осуществляют связь вестибулярного аппарата с мозжечком и со спинным мозгом, тем самым участвуя в координации движения. Важна роль ядер олив в передаче акустической информации в мост.

Латерально от задней срединной борозды лежат тонкие пучки (Голля) и клиновидные пучки (Бурдаха), являющиеся продолжением одноименных проводящих путей спинного мозга и заканчивающиеся сверху соответственно в тонком и клиновидном бугорках. В этих бугорках расположены ядра соответствующих пучков. В бугорках происходит переключение информации, несущей кожную и проприоцептивную (мышечную) чувствительность со спинного мозга на второй нейрон проводящих путей, которые несут информацию в таламус, а оттуда — в кору больших полушарий.

7.2.2. Ретикулярная формация

В толще продолговатого мозга расположена группа нейронов со сложно переплетающимися волокнами. Подобные нейроны обнаруживаются также в верхнешейных сегментах спинного мозга, в среднем и даже промежуточном мозге. Под микроскопом подобное образование напоминает сеть. Отсюда и название — *ретикулярная формация*. Можно выделить «белую» ретикулярную формацию (с преобладанием миелинизированных волокон) и «серую» ретикулярную формацию (состоящую из клеток и слабо миелинизированных волокон) [12].

Ретикулярная формация образована группами мелких, средних и крупных мультиполярных вставочных нейронов с различным характером ветвления дендритов и аксонов, содержащих различные нейромедиаторы и окруженных сетями нервных волокон. При этом диффузное расположение ее элементов сменяется более компактным с формированием отдельных ядер, которых насчитывается большое количество.

Нейроны ретикулярной формации характеризуются большим количеством афферентных связей, идущих от сенсорных образований, и богатством эфферентных проекций. Их отростки направляются в кору больших полушарий, в ядра различных отделов ствола, конечного мозга и мозжечка, объединяя их в одну систему (в этом проявляется *интегративная функция* ретикулярной формации). Обширные восходящие проекции, в том числе непосредственно в кору большого мозга, обеспечивают *активирующее влияние* ретикулярной формации на высшие центры нервной системы. Совокупность нисходящих проекций ретикулярной форма-

ции рассматривают как систему, угнетающую активность нижележащих центров. Основной объем этих проекций представлен волокнами ретикулоспинального тракта, которые угнетают активность мотонейронов спинного мозга. Ретикулярной формации приписывают участие в восприятии боли, агрессивном и половом поведении. Основными медиаторами в ней являются ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин [2].

Ретикулярная формация получает сенсорные сигналы по различным путям и действует как своего рода фильтр, пропуская только ту информацию, которая является новой или необычной. Волокна от нейронов ретикулярной системы идут в различные области коры больших полушарий, некоторые — через таламус. Считается, что большинство нейронов ретикулярной формации являются «неспецифическими». Это означает, что, в отличие от нейронов первичных сенсорных путей, например зрительных или слуховых, реагирующих только на один вид раздражителей, нейроны ретикулярной формации могут реагировать на многие виды стимулов. Эти нейроны передают сигналы от глаз, кожи, внутренних органов, а также других органов и структур лимбической системе и коре.

Исследователи выяснили, что некоторые участки ретикулярной формации обладают более определенными функциями. Таково, например, голубое пятно — плотное скопление тел нейронов, отростки которых образуют дивергентные сети с одним входом, использующие в качестве медиатора норадреналин. Часть нервных путей идет вверх от голубого пятна к таламусу, гипоталамусу, многим областям коры. Другие направляются вниз, к мозжечку и спинному мозгу. Норадреналин — медиатор этих специализированных нейронов — может запускать эмоциональные реакции. Было высказано предположение, что недостаток норадреналина в мозгу приводит к депрессии, а при длительном избыточном воздействии норадреналина возникают тяжелые стрессовые состояния. Возможно, норадреналин играет также роль в возникновении реакций, субъективно воспринимаемых как удовольствие. Другой участок ретикулярной формации — «черная субстанция» — представляет собой скопление тел нейронов, опять-таки принадлежащих к дивергентным сетям с одним входом, но выделяющих медиатор дофамин [1].

7.3. Мост

Мост расположен выше продолговатого мозга и является его продолжением. Спереди мост имеет вид поперечно расположенного валика, граничащего сверху со средним мозгом, а снизу — с продолговатым мозгом. Латерально мост продолжается в средние ножки мозжечка. Дорсальная поверхность моста участвует в образовании дна IV желудочка, ему принадлежит верхний угол ромбовидной ямки. На поперечном срезе моста выделяют три слоя: спереди — базилярную часть, сзади — покрышку и разделяющее их трапециевидное тело.

В *покрышке* (дорсальная часть) проходят афферентные проводящие пути, а также залегают клетки ретикулярной формации. В ретикулярной формации моста так же, как и в продолговатом мозге, расположены жизненно важные центры, в том числе центры дыхания.

Трапециевидное тело представляет собой пучок поперечно идущих нервных волокон, между которыми имеются клеточные скопления ядра трапециевидного тела. Большая часть волокон берет начало в ядрах преддверно-улиткового нерва и переходит на противоположную сторону, формируя перекрест.

Базилярная часть (вентральная часть) является филогенетически молодым образованием моста, она появилась для соединения коры головного мозга через средние ножки с мозжечком. В ядрах моста нервные импульсы из коры переключаются на нейроны, чьи аксоны идут к мозжечку через средние мозжечковые ножки (рис. 7.1).

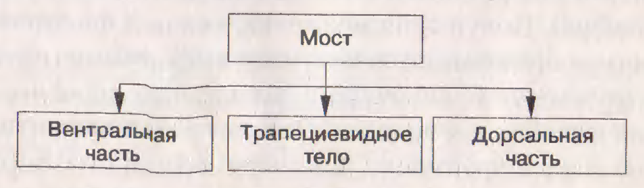


Рис. 7.1. Схема внутреннего строения моста

7.4. Мозжечок

7.4.1. Внешнее строение

Мозжечок — центральный орган равновесия и координации движений. Нервные центры мозжечка относятся как к экранному типу (кора мозжечка), так и к ядерному (ядра мозжечка). В мозжечке различают два *полушария*, соединенных непарной долькой — *червем*, и три пары *ножек*: верхние, средние, нижние. В этих ножках проходят проводящие пути, идущие от ствола мозга и обратно. Вся поверхность мозжечка изрезанаглубокими бороздами, между которыми находятся извилины,называемые листками.

Под корой имеются скопления серого вещества, называемые ядрами мозжечка, которые являются парными структурами. Пробковые и шаровидные ядра иннервируют мышцы туловища. Функцию зубчатых ядер связывают с движениямиконечностей.

7.4.2. Развитие мозжечка

В процессе филогенеза мозжечка сначала формируется древний мозжечок (*paleocerebellum*), который функционально тесно связан с вестибулярным аппаратом. Повреждения древних структур мозжечка приводят к нарушению равновесия. Далее в филогенезе появляется старый мозжечок (*archaeocereblIum*), связанный со спинным мозгом. Помимо этого импульсация от старого мозжечка направляется к ядрам ствола. При повреждении структур старого мозжечка больным трудно стоять и ходить, особенно в темноте, при отсутствии зрительной коррекции движений и положения тела.

Филогенетически самым молодым является новый мозжечок (*neocerebellum*). Полушария мозжечка, являясь филогенетически поздними образованиями, получают информацию преимущественно от теменной, височной и затылочной коры через ядра моста и их моховидные волокна. От коры больших полушарий и базальных ядер информация идет через оливы ствола (см. раздел 7.2 «Продолговатый мозг»). От коры полушарий мозжечка

информация идет через клетки Пуркинье, зубчатые ядра, двигательные ядра таламуса и достигает двигательных областей коры больших полушарий для участия в программировании движений (их подготовки и коррекции). При нарушении этих структур изменяются сложные последовательности движений: они становятся аритмичными и замедленными.

7.4.3. Клеточное строение

В коре мозжечка выделяют три слоя: внутренний — *зернистый*, средний — *ганглионарный*, наружный — *молекулярный* (рис. 7.2).

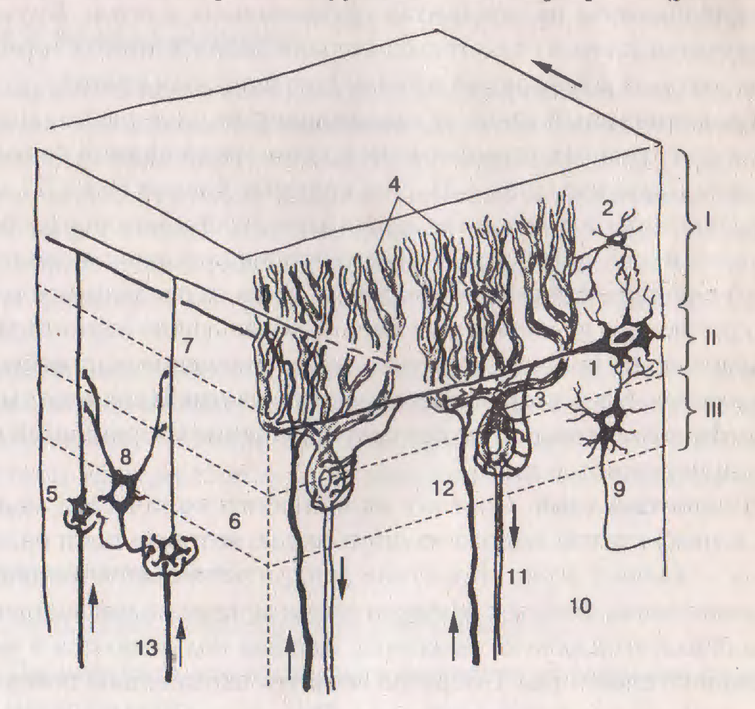


Рис. 7.2. Клеточное строение мозжечка:
I — молекулярный слой; II — ганглионарный слой; III — зернистый слой;
1 — корзинчатые клетки; 2 — звездчатые клетки; 3 — клетки Пуркинье;
4 — дендриты клеток Пуркинье; 5 — клетки-зерна; 6 — клубочки; 7 — аксоны клеток-зерен; 8 — звездчатые клетки Гольджи; 9 — звездчатые клетки Гольджи с длинными аксонами; 10 — белое вещество; 11 — аксоны клеток Пуркинье; 12 — лазающие волокна; 13 — моховидные волокна

Молекулярный слой. Содержит *корзинчатые* и *звездчатые* клетки.

Корзинчатые клетки (10–20 мкм) располагаются в нижней трети слоя. Их длинный аксон идет поперек извилины над грушевидными клетками, оплетая их тела и вызывая их торможение посредством *аксосоматических синапсов*. Их короткие дендриты образуют связи с параллельными волокнами клеток-зерен.

Звездчатые клетки лежат выше корзинчатых. Мелкие формы имеют короткие отростки и образуют тормозные аксодендритические синапсы на дендритах грушевидных клеток. Крупные звездчатые клетки отдают коллатерали своих длинных тормозящих аксонов к дендритам и телам грушевидных клеток.

Ганглионарный слой. В ганглионарном слое располагается один ряд крупных тормозных нейронов грушевидной формы — *клетки Пуркинье* (рис. 4.3). Эти крупные клетки (60 × 35 мкм) образуют мощное ветвистое дендритное дерево, которое располагается в одной плоскости — строго перпендикулярно извилинам коры в молекулярном слое мозжечка. Вниз, за пределы мозжечка, уходят аксоны грушевидных клеток, образующие единственные *эфферентные* волокна мозжечка, заканчивающиеся на нейронах ядер мозжечка. С возрастом количество клеток Пуркинье уменьшается, возможно, с этим связано нарушение координации движений у пожилых лиц.

Зернистый слой. Состоит из большого количества мелких (5–8 мкм) клеток, напоминающих зерна, которые так и называются — *клетки-зерна*. Короткие дендриты ветвятся наподобие птичьих лапок. Вместе с афферентными моховидными волокнами они образуют *клубочки* мозжечка. Аксоны поднимаются в молекулярный слой и там Т-образно ветвятся параллельно поверхности коры *вдоль* извилин мозжечка. Там они вступают в контакт с дендритами грушевидных клеток, оказывая на них возбуждающее действие. Второй вид клеток — *звездчатые клетки Гольджи* с короткими аксонами — лежат вблизи ганглионарного слоя. Они направляют свои аксоны вниз к клеткам-зернам и заканчиваются на их дендритах, оказывая на них тормозящее действие. Эти клетки могут блокировать возбуждение, приходящее по моховидным волокнам. Их дендриты идут в молекулярный слой и вступают в контакт с аксонами клеток-зерен. Данная структура представляет собой морфологическую основу отрицательной обратной связи: избыточное возбуждение клеток-зерен приводит к активации клеток Гольджи, которые притормаживают активность клеток-зерен. В зернистом слое имеется другой тип клеток Гольджи — с длинными аксонами, которые выходят в белое вещество и выполняют ассоциативные функции, связывая различные участки коры мозжечка.

7.4.4. Волокна мозжечка

В мозжечок поступают две группы афферентных волокон: *моховидные* и *лазающие*. **Моховидные** идут в составе оливо-мозжечкового и мосто-мозжечкового пути и оканчиваются на дендритах клеток-зерен. Мшистые волокна оплетают зернистые клетки и несут информацию от вестибулярной системы, коры больших полушарий, спинного мозга и ретикулярной формации. Эти волокна оказывают на грушевидные клетки возбуждающее действие.

Лазающие волокна идут в составе спинно-мозжечкового и вестибуло-мозжечкового пути и заканчиваются на дендритах грушевидных клеток, оказывая на них непосредственное возбуждающее действие. На одну клетку Пуркинье приходится одно лазающее волокно.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите основные анатомические структуры продолговатого мозга.
2. Перечислите основные ядра черепно-мозговых нервов, лежащих в продолговатом мозге.
3. Опишите строение и функцию ретикулярной формации.
4. Дайте характеристику клеточному составу слоев мозжечка.

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Что лежит с боков от передней срединной щели продолговатого мозга:

   а) оливы;

   б) пирамиды;

   в) тонкие пучки;

   г) клиновидные пучки?

2. В каком процессе участвуют оливы:

   а) в передаче в головной мозг обонятельной информации;

   б) в передаче в головной мозг зрительной информации;

   в) в координации движения;

   г) в регуляции кровообращения?

3. Какая поверхность моста участвует в образовании дна IV желудочка:

   а) медиальная;

   б) латеральная;

   в) вентральная;

   г) ростральная?

4. Какой из отделов головного мозга имеет экранное строение:

   а) продолговатый мозг;

   б) перешеек;

   в) мост;

   г) мозжечок?

5. Какие ядра мозжечка отвечают за движения конечностей:

   а) пробковые и шаровидные ядра;

   б) шаровидные ядра;

   в) пробковые и зубчатые ядра;

   г) зубчатые ядра?

6. Какие клетки входят в состав молекулярного слоя мозжечка:

   а) клетки зерна и клетки Гольджи;

   б) грушевидные клетки;

   в) корзинчатые и звездчатые клетки;

   г) корзинчатые и грушевидные клетки?

Глава 8
Строение среднего мозга

Средний мозг (*mesencephalon*) представляет собой короткий отдел ствола мозга, образующий ножки мозга на своей вентральной поверхности, а на дорсальной — четверохолмие. На поперечном срезе выделяют следующие части: *крышу среднего мозга* и *ножки мозга*, которые черным веществом разделяются на покрышку и основание (рис. 8.1).

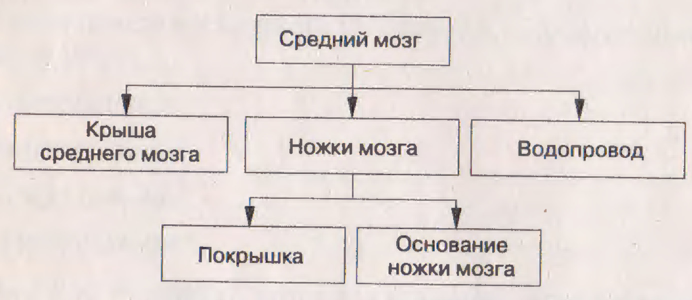


Рис. 8.1. Образования среднего мозга

8.1. Крыша среднего мозга

Крыша среднего мозга расположена дорсальнее водопровода, ее пластинка представлена *четверохолмием.* Холмы плоские, в них чередуется белое и серое вещество. Верхнее двухолмие является центром зрения. От него идут проводящие пути к латеральным коленчатым телам (см. главу 9). В связи с эволюционным переносом центров зрения в передний мозг центры верхних холмиков выполняют только рефлекторные функции. Нижние

холмики служат подкорковыми центрами слуха и соединяются медиальными коленчатыми телами (см. главу 9). От спинного мозга к четверохолмию идет восходящий проводящий путь, а вниз — проводящие пути, обеспечивающие двухстороннюю связь зрительных и слуховых подкорковых центров с двигательными центрами продолговатого и спинного мозга. Моторные проводящие пути получили название «покрышечно-спинномозговой путь» и «покрышечно-бульбарный путь». Благодаря этим путям возможны неосознанные рефлекторные движения в ответ на звуковой и слуховой раздражитель. Именно в буграх четверохолмия замыкаются ориентировочные рефлексы, которые И. П. Павлов назвал рефлексами «Что такое?». Эти рефлексы играют важную роль в реализации механизмов непроизвольного внимания. Помимо этого, в верхних буграх замыкаются еще два важных рефлекса. Это зрачковый рефлекс, обеспечивающий оптимальную освещенность сетчатки глаза, и рефлекс, связанный с настройкой хрусталика для ясного видения предметов, находящихся на разном расстоянии от человека (аккомодация).

8.2. Ножки мозга

Ножки мозга имеют вид двух валиков, которые, расходясь кверху от моста, погружаются в толщу больших полушарий мозга.

Покрышка среднего мозга находится между черной субстанцией и сильвиевым водопроводом, является продолжением покрышки моста. Именно в ней находится группа ядер, относящаяся к экстрапирамидной системе. Эти ядра служат промежуточными звеньями между большим мозгом с одной стороны, а с другой стороны — с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом. Основной их функцией является обеспечение координации и автоматизма движений (рис. 8.2).

В покрышке среднего мозга самыми крупными являются имеющие вытянутую форму *красные ядра.* Они тянутся от субталамической области (см. главу 9) до моста. Наибольшего развития красные ядра достигают у высших млекопитающих, в связи с развитием коры полушарий и мозжечка. Импульсацию крас-

ные ядра получают от ядер мозжечка и бледного шара [6], а аксоны нейронов красных ядер направляются к моторным центрам спинного мозга, формируя руброспинальный тракт.

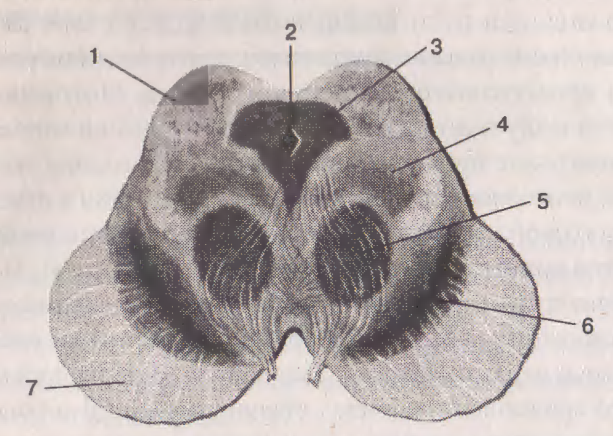


Рис. 8.2. Поперечный срез среднего мозга [9]:
1 — крыша среднего мозга; 2 — водопровод; 3 — центральное серое вещество; 5 — покрышка; 6 — красное ядро; 7 — черное вещество

В сером веществе, окружающем водопровод среднего мозга, находятся ядра III, IV черепных нервов, иннервирующие глазодвигательные мышцы. Помимо этого выделяют и группы вегетативных ядер: добавочное ядро и непарное срединное ядро. Эти ядра относятся к парасимпатическому отделу вегетативной нервной системы. Медиальный продольный пучок объединяет ядра III, IV, VI, XI черепных нервов, что обеспечивает сочетанное движение глаз при отклонении в ту или иную сторону и их сочетание с движениями головы, вызванное раздражением вестибулярного аппарата.

Под покрышкой среднего мозга расположено *голубое пятно* — ядро ретикулярной формации и один из центров сна. Латерально от голубого пятна имеется группа нейронов, влияющих на выделение рилизинг-факторов (либеринов и статинов) гипоталамуса (см. главу 9).

На границе покрышки с базальной частью лежит *черная субстанция*, клетки этого вещества богаты темным пигментом мела-

нином (откуда появилось название). Черная субстанция имеет связь с корой лобной доли больших полушарий, с ядрами субталамуса и ретикулярной формации. Поражение черного вещества приводит к нарушению тонких координированных движений, связанных с пластическим тонусом мышц. Черная субстанция представляет собой скопление тел нейронов, выделяющих медиатор дофамин. Помимо всего прочего дофамин, по-видимому, способствует возникновению некоторых приятных ощущений. Известно, что он участвует в создании эйфории, ради которой наркоманы употребляют кокаин или амфетамины. У больных, страдающих паркинсонизмом, происходит дегенерация нейронов черной субстанции, что приводит к недостатку дофамина [1].

Сильвиев водопровод соединяет III (промежуточный мозг) и IV (мост и продолговатый мозг) желудочки. Ликвопоток по нему осуществляется от III к IV желудочку и связан с образованием ликвора в желудочках полушарий и промежуточного мозга.

Базальная часть ножки мозга содержит волокна нисходящих путей от коры полушарий в нижележащие отделы ЦНС.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите основные образования среднего мозга.
2. Перечислите основные ядра среднего мозга.
3. Какие области среднего мозга связаны со слухом?
4. Какие области среднего мозга связаны со зрением?
5. Какова роль водопровода среднего мозга?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Верхние холмики четверохолмия связаны:

а) со слуховым анализатором;

б) со зрительным анализатором;

в) с X-парой черепных нервов;

г) с водопроводом мозга.

2. Черная субстанция отделяет базальную часть ножек мозга от:
   а) покрышки;
   б) крыши;
   в) водопровода;
   г) красного ядра.
3. Нижние холмики четверохолмия связаны:
   а) со слуховым анализатором;
   б) со зрительным анализатором;
   в) с Х-парой черепных нервов;
   г) с водопроводом мозга.
4. Красные ядра расположены в:
   а) крыше;
   б) покрышке;
   в) базальной части ножек мозга;
   г) верны все варианты.
5. В среднем мозге расположены ядра:
   а) пирамидной системы;
   б) экстрапирамидной системы;
   в) ретикулярной формации;
   г) верны варианты б) и в).
6. Голубоватое пятно связано с процессами:
   а) памяти;
   б) внимания;
   в) сна;
   г) движения.

Глава 9
Промежуточный мозг

В промежуточном мозге (*diencephalon*) различают таламическую (филогенетически более молодое образование) и гипоталамическую (более старое образование) части. В свою очередь таламическая часть подразделяется на таламус, эпиталамус и метаталамус. В таламусе происходит переключение всех видов чувствительности на кору и базальные ядра полушарий (рис. 9.1).

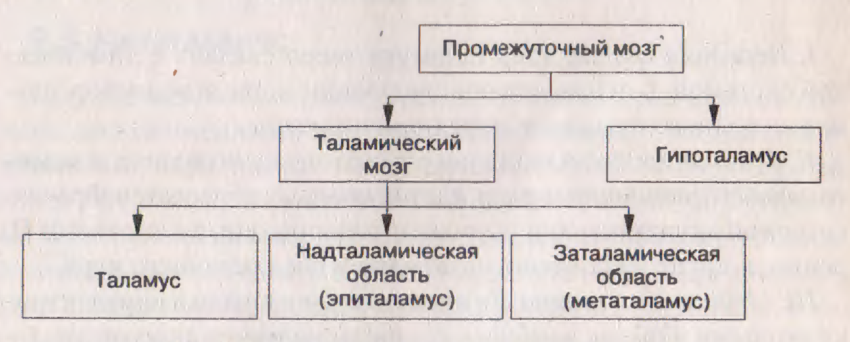


Рис. 9.1. Схема строения промежуточного мозга

9.1. Таламус

Таламус (зрительный бугор) — парное образование яйцевидной формы с заостренной передней частью, задняя расширенная часть (подушка) нависает над коленчатыми телами. Левый и правый таламусы соединены межталамической спайкой. Медиальная поверхность таламуса обращена в полость III желудочка (яв-

ляется его латеральной стенкой) и ограничена снизу гипоталамической бороздой от гипо- и субталамуса. Серое вещество таламуса разделено прослойками белого вещества (пластинками) на переднюю, медиальную и латеральную части. Нижней поверхностью таламус сращен с покрышкой ножки среднего мозга. Большое значение в работе ЦНС имеют ядра таламуса. Выделяют следующие группы ядер (рис. 9.2).

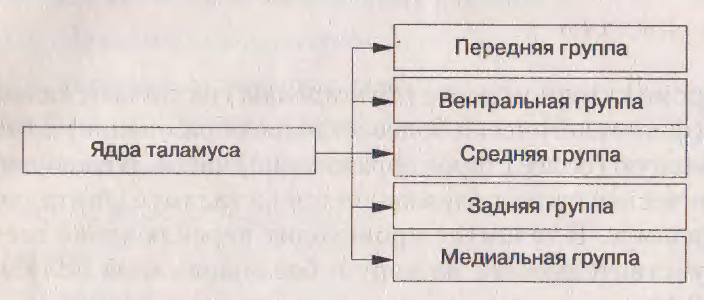


Рис. 9.2. Схема ядер таламуса

I. Передняя группа ядер таламуса тесно связана с лимбической системой. В ней выделяют следующие ядра: переднедорсальное, передневентральное, переднемедиальное.

II. Средняя группа ядер таламуса состоит из переднего и заднего паравентрикулярных ядер, клетки которых обладают нейросекреторной активностью и выделяют вазопрессин, ангиотензин II, ренин, а также из ромбовидного ядра и соединяющего ядра.

III. Медиальная группа. Ее ядра расположены над паравентрикулярными ядрами, наиболее крупным является дорсомедиальное ядро.

IV. Вентральные ядра таламуса. Дорсальное ядро входит в состав лимбической системы, переднее вентральное ядро поражается при паркинсонизме, вентролатеральное ядро является релейным, т. е. в нем осуществляется переключение импульсации, заднелатеральное вентральное ядро, от которого импульсы передаются в кору постцентральной извилины, заднемедиальное вентральное ядро, медиальное центральное ядро, заднелатеральное ядро.

V. В задних ядрах таламуса выделяют ядро латерального коленчатого тела, входящее в состав зрительного пути, ядро медиального коленчатого тела, связанное со слуховым трактом, ядра подушки.

Таким образом, ядра таламуса получают и передают информацию с различных участков головного мозга, что обеспечивает координацию и интеграцию различных нервных процессов.

9.2. Эпиталамус

Включает в себя *эпифиз* (шишковидное тело) — одну из желез внутренней секреции. Эпифиз соединяется с медиальными поверхностями таламуса. Роль эпифиза как железы внутренней секреции весьма разнообразна. Он связан с формированием дневных циклов активности, оказывает тормозящее действие на гипофиз и выполняет другие функции в нейрогуморальной регуляции процессов жизнедеятельности организма.

9.3. Метаталамус

Представлен *медиальными* и *латеральными коленчатыми телами*, расположенными под подушками таламуса. Они имеют одноименные ядра, описанные выше. Латеральные и медиальные коленчатые тела соединяются с верхними и нижними бугорками четверохолмия среднего мозга. Ядра метаталамуса являются центрами зрительного и слухового анализаторов. Для зрительного анализатора здесь оценивается степень освещенности, контрастности и цветовой характеристики стимула.

Эти структуры таламуса являются своеобразными «секретарями» коры больших полушарий мозга, пропуская наверх только новую и важную информацию, блокируя рутинную и повторяющуюся. Благодаря таламическому фильтру кора мозга освобождается от огромного количества ненужной, повторяющейся информации и может сосредоточиться на действительно важных задачах взаимодействия с окружающим миром и процессах самопознания. Эта работа таламуса играет важную роль в образовании так называемых подпороговых сигналов, участвующих

в формировании бессознательной сферы человека, в частности — его интуиции.

9.4. Гипоталамус

Гипоталамус залегает под гипоталамической бороздой, соответствует передненижнему участку промежуточного мозга и участвует в образовании дна III желудочка. В гипоталамусе выделяют, в соответствии с эмбриональным развитием, передний гипоталамус и задний гипоталамус (рис. 9.3).

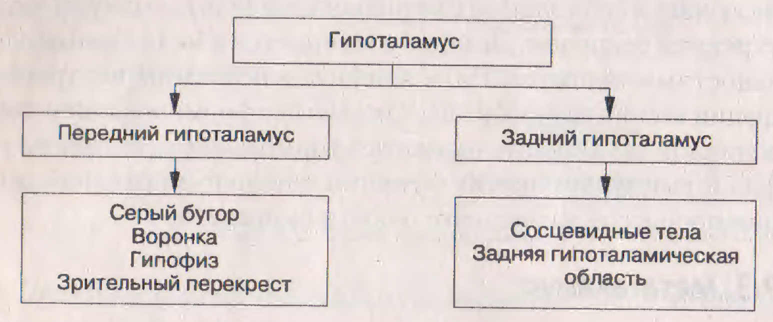


Рис. 9.3. Схема строения гипоталамуса

Зрительный перекрест образован переходом медиальных волокон зрительного нерва (II ч/м) на противоположную сторону, что обеспечивает проекцию каждого глаза в оба полушария.

Серый бугор — это полый участок промежуточного мозга, являющийся дном III желудочка мозга. В нем выделяют серобугорные ядра. Книзу серый бугор суживается в *воронку*, на конце которой находится железа *гипофиз*.

Гипоталамус представляет собой скопление более чем 32 пар ядер. По топографическим признакам гипоталамические ядра делятся на четыре группы (области):

1) преоптическую;
2) переднюю;
3) среднюю (туберальная, или группа ядер срединного бугра);
4) заднюю.

В каждой из этих областей выделяют отдельные ядра.

В целом в этих ядрах локализуются центры, участвующие в вегетативной регуляции, а также нейросекреторные нейроны, осуществляющие секрецию нейрогормонов и веществ типа либеринов и статинов (рис. 9.4).

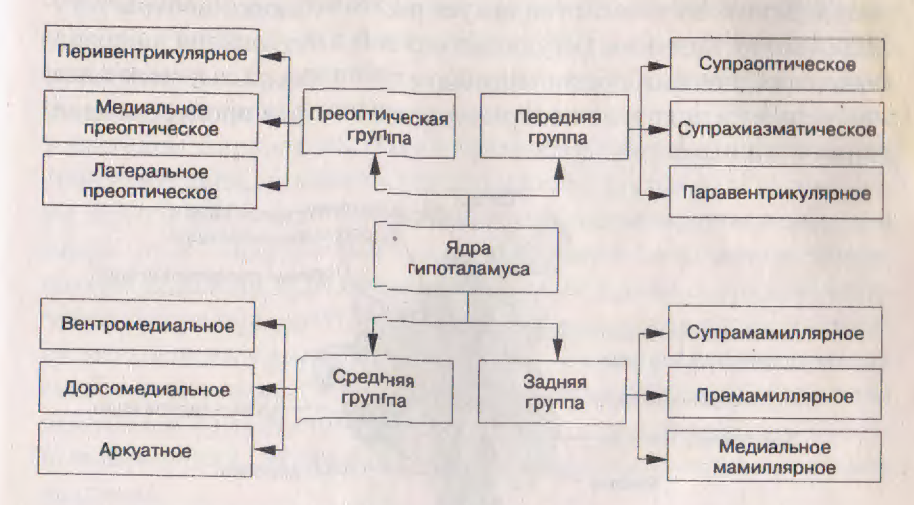


Рис. 9.4. Ядра гипоталамуса (топографическая классификация)

Другой принцип классификации ядер гипоталамуса — по функциональному признаку. Среди ядер передней группы имеются нейронные скопления, которые регулируют процесс отдачи тепла путем расширения кровеносных сосудов и потоотделения, а среди ядер задней группы гипоталамуса имеются скопления нейронов, ответственных за процесс теплопродукции.

В гипоталамусе имеются центры регуляции водного и солевого обмена. В частности, в передней группе ядер гипоталамуса среди нейронов паравентрикулярного и супраоптического ядер имеются нейроны, участвующие в этом процессе, в том числе за счет продукций антидиуретического гормона, а среди ядер средней группы гипоталамуса находится центр жажды, обеспечивающий поведение животного или человека, направленное на прием воды (нормализацию водно-солевого обмена).

В гипоталамусе находятся центры белкового, углеводного и жирового обменов, центры регуляции сердечно-сосудистой системы, эндокринных функций (желез), центр голода (который локализован в латеральном гипоталамическом ядре) и насыщения (в вентролатеральном ядре), центр жажды и центр отказа от питья. Кроме того, в гипоталамусе располагаются центры регуляции мочеотделения, регуляции сна и бодрствования, полового поведения, центры, обеспечивающие эмоциональные переживания человека, и другие центры, участвующие в процессах адаптации организма (рис. 9.5).

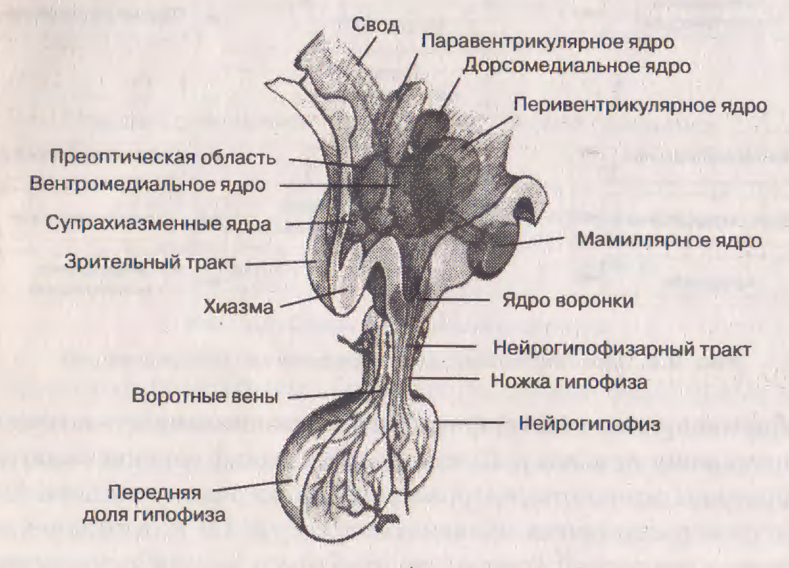


Рис. 9.5. Ядра гипоталамуса [1]

Аркуатное и *вентромедиальное* ядра образованы мелкими нейросекреторными клетками. Большая часть этих нейронов вырабатывает пептидные гормоны, которые получили название либеринов[1] и статинов.

Аксоны этих нейронов идут в срединное возвышение, где расположены капилляры верхней гипофизарной артерии, и образуют на них аксовазальные синапсы. Из синаптических окончаний аксонов нейросекреторных клеток либерины и статины попадают в кровь, с которой достигают передней доли гипофиза и вызывают изменение продукции соответствующего гормона аденогипофиза (тиретропных, гонадотропных и других гормонов).

[1] Их еще называют релизинг-факторами.

Особый интерес представляет *супрахиазматическое ядро* — из передней группы ядер гипоталамуса. Установлено, что его нейроны имеют отношение к регуляции полового поведения, а также к регуляции циркадных ритмов. В связи с этим его называют водителем циркадных (околосуточных) ритмов в организме. Действительно, показано, что это ядро является водителем ритма для таких функций, как пищевое и питьевое поведение, для цикла «сон—бодрствование», двигательной активности, температуры тела и пр. Предполагается, что нейроны супрахиазматического ядра обладают свойством автоматии и поэтому являются внутренними «часами» организма. За счет наличия прямых связей этого ядра с сетчаткой глаза ритм нейронов этого ядра приурочен к изменению освещенности, что и определяет суточные изменения активности многих физиологических процессов человека.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите основные образования промежуточного мозга.
2. Перечислите основные группы ядер гипоталамуса.
3. Какова функциональная роль гипоталамуса?
4. Какие области метаталамуса связаны со зрением?
5. Что такое нейросекреторные ядра?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Медиальные коленчатые тела связаны:
   а) со слуховым анализатором;
   б) со зрительным анализатором;
   в) с X-парой черепных нервов;
   г) с водопроводом мозга.

2. В эпиталамусе находится:
   а) гипофиз;
   б) шишковидная железа;
   в) нейросекреторные ядра гипоталамуса;
   г) ядро глазодвигательного нерва.
3. Латеральные коленчатые тела связаны:
   а) со слуховым анализатором;
   б) со зрительным анализатором;
   в) с X-парой черепных нервов;
   г) с водопроводом мозга.
4. Нейросекреторные ядра расположены в:
   а) таламусе;
   б) эпиталамусе;
   в) метаталамусе;
   г) гипоталамусе.
5. Гипофиз тесно связан с:
   а) таламусом;
   б) эпиталамусом;
   в) метаталамусом;
   г) гипоталамусом.
6. Ядра таламуса не выполняют функции:
   а) релейные;
   б) обработки афферентных влияний;
   в) участия в лимбической системе;
   г) регуляции моторной активности.

Глава 10
Строение больших полушарий мозга

10.1. Общий план строения конечного мозга

Конечный мозг (*telencephalon*) представлен двумя большими полушариями. *Большие полушария* — самая большая часть головного мозга человека. В норме полушария относительно симметричны и соединены между собой массивным пучком аксонов (мозолистым телом), по которому происходит передача информации из одного полушария в другое. В состав каждого полушария входят базальные ядра, желудочек, белое вещество и плащ, образованный корой.

В соответствии с филогенезом выделяют обонятельный мозг, базальные ядра и кору полушарий (рис. 10.1) [6].

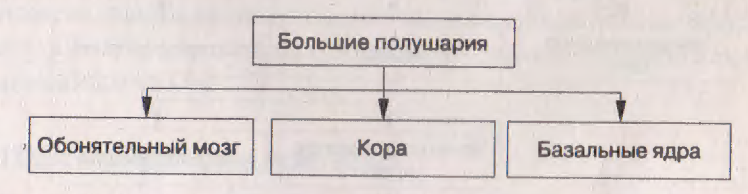


Рис. 10.1. Филогенетическая классификация образований больших полушарий

В состав обонятельного мозга, как наиболее филогенетически древней части, входят: *обонятельная доля, парагипокампальная извилина, зубчатая извилина, сводчатая извилина, крючок.*

В каждом полушарии выделяют четыре доли: лобная, теменная, височная и затылочная. В полушарии выделят три поверхности: нижнюю, медиальную и верхнелатеральную. Выделяют

также и три полюса (самые выступающие части полушарий): лобный, затылочный и височный.

В каждом полушарии находится латеральный желудочек, являющийся полостью полушария и заполненный ликвором. В каждом из желудочков выделяют передний рог, расположенный в лобной доле, задний рог, расположенный в затылочной доле, нижний рог в толще височной доли и центральную часть. Боковые желудочки через отверстия сообщаются с полостью III желудочка, куда и оттекает ликвор.

Серое вещество больших полушарий представлено так называемыми базальными ядрами: скоплением нервных клеток в глубине полушарий.

10.2. Стриопаллидарная система

В ядрах больших полушарий, или базальных ядрах, выделяют хвостатое ядро, чечевицеобразное, ограду и миндалевидное ядро. Между ядрами расположены капсулы белого вещества. Первые три из перечисленных ядер относятся к полосатому телу (*corpus striatum*) (рис. 10.2).

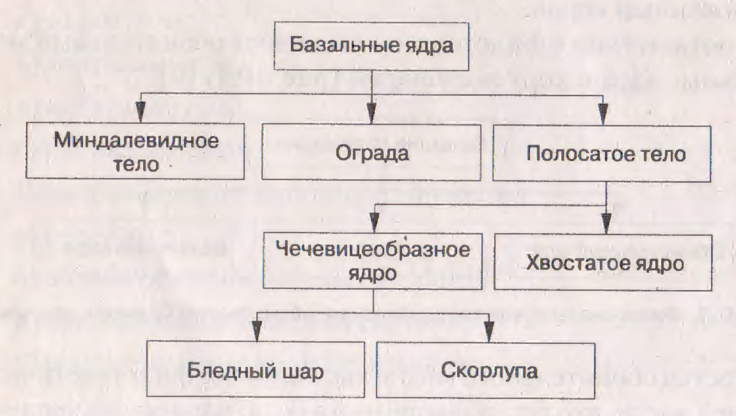


Рис. 10.2. Схема строения базальных ядер

Учитывая функциональные и филогенетические особенности строения базальных ядер, *бледный шар* выделен в отдельную морфологическую единицу (бледный шар представляет собой филогенетически более старое образование), поэтому *хвостатое* и *чечевицеобразное ядра* принято именовать стриопаллидарной системой [6].

Ядра стриопаллидарной системы получают топографически упорядоченные проекции от всех полей коры и через таламус оказывают влияние на обширные области лобной коры. Иными словами, полосатое тело обеспечивает подготовку движений, а моторная кора — их точность и экономичность. Хвостатое ядро (*nuklei caudatus*) имеет головку, тело и хвост. Чечевицеобразное ядро (*nukleus lentiformis*) по форме сходно с чечевичным зерном, связано с хвостатым ядром. В нем выделяют три ядра: скорлупу, медиальный и латералный бледный шар. Головка хвостатого ядра и скорлупа являются филогенетически более новыми образованиями, относятся к *neostriatum*.

Бледный шар

Бледный шар (*globus pallidus*) является филогенетически более старым образованием (*paleostriatum*). Его дорсальная часть вовлечена в «экстрапирамидный моторный цикл» управления позой и инициации движений. Он связан нервными путями с двигательной корой, красным ядром и мозжечком.

Ограда

Ограда (*claustrum*) — тонкая пластинка серого вещества, расположена латеральнее от скорлупы и отделена от нее наружной капсулой. Ограда связана с дорсомедиальным таламусом и миндалевидным телом.

10.3. Миндалевидное тело

Миндалевидное тело, или просто «миндалина» (*corpus amigdoloideum*), располагается в толще височного полюса полушария. Различают базально-латеральную часть и корково-медиальную часть. Первая имеет отношение к формированию памяти, интеграции вегетативных реакций при стрессе и др., вторая — принимает участие в формировании концевой полоски, связана с сексуальными запахами и половым поведением. Переднее миндалевидное поле расположено вблизи переднего продыряв-

ленного вещества, здесь заканчивается латеральный обонятельный тракт и начинается диагональная полоска Брока; активирует реакции защиты, страха и агрессии [1]. Таким образом, миндалевидное тело оказывает влияние на некоторые вегетативные функции и эмоциональное поведение человека.

Миндалевидное ядро входит в состав лимбической системы. Центры этой системы объединяют нейроны базальных ганглиев, коры и промежуточного мозга. Эксперименты на животных показывают, что повреждения амигдалы вызывают нарушение реакций избегания, при этом снижается интенсивность переживания животными страха [4].

10.4. Лимбическая система

Вначале под лимбом понимали лишь краевую зону коры полушария, расположенную в виде кольца на границе со стволом мозга, и относили к нему поясную извилину, перешеек и гиппокампальную извилину (см. главу 11). Позднее к лимбической системе стали относить и другие структуры обонятельного мозга: парагиппокампальную извилину вместе с крючком, обонятельную луковицу, обонятельный тракт, обонятельный треугольник. К лимбической системе также относят ряд подкорковых структур, таких как миндалевидные ядра, ядра прозрачной перегородки (септальные), переднее таламическое ядро и др. Выявлены мощные связи гиппокампа с сосцевидными и септальными ядрами посредством свода, а с миндалевидными ядрами — с помощью концевой (терминальной) полоски, которые замыкают структуры лимбической системы в круг Пейпеца (рис. 10.3).

Основными элементами этого круга являются: поясная извилина — перешеек — гиппокамп — свод — сосцевидные тела — сосцевидно-таламический пучок — переднее ядро таламуса — поясная извилина (рис. 10.4). Основным входом в лимбическую систему является обонятельный тракт, однако она получает информацию и от остальных анализаторов, а также от лобной коры. Лимбическая система контролирует эмоциональное поведение, сон, бодрствование, сексуальное поведение, а также процессы научения и память, играет значимую роль в мотивации поведения.



Рис. 10.3. Схема круга Пейпеца

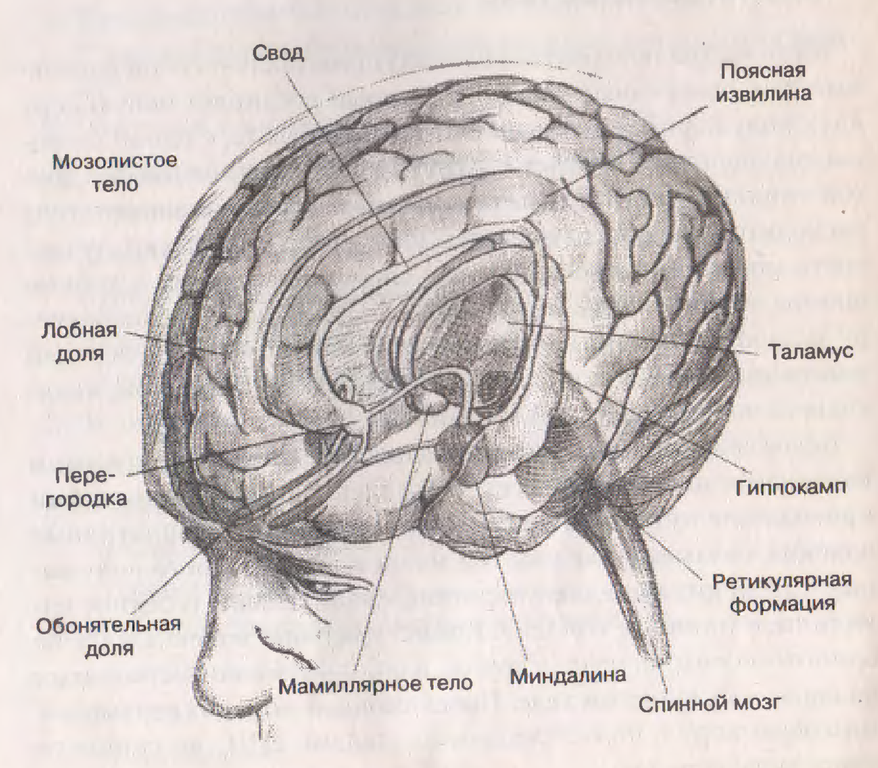


Рис. 10.4. Элементы лимбической системы и мозолистое тело

Наиболее важную роль в процессах памяти играет гиппокамп. У людей с тяжелыми двусторонними поражениями гиппокампа процессы научения серьезно нарушаются [1,4]. После повреждения гиппокампа они не могли хранить в памяти то, о чем узнавали; они неспособны были даже вспомнить имя или лицо человека, которого только что видели. Но память о событиях, имевших место до болезни, у них, по-видимому, полностью сохранялась. Эксперименты с имплантацией электродов в гиппокамп крыс выявили, что у этих животных гиппокамп играет важную роль в усвоении «пространственной карты» окружающего мира [1].

10.5. Мозолистое тело

Мозолистое тело (*corpus callosum*) представляет собой массивный тяж поперечных волокон, который соединяет новую кору двух полушарий и позволяет ей интегрировать, с одной стороны, ощущения от парных структур нашего организма, а с другой стороны — ее ответные реакции. Волокна мозолистого тела расходятся к коре полушарий в виде веера и образуют лучистость мозолистого тела, которая спереди переходит в лобные щипцы, соединяющие кору лобных долей. А большие по размеру затылочные щипцы — в кору затылочных долей. На верхней поверхности мозолистого тела располагаются структуры, являющиеся частью обонятельного мозга.

Белое вещество больших полушарий представлено нервными волокнами, идущими во всех направлениях и формирующими проводящие пути конечного мозга. Выделяют ассоциативные волокна, связывающие участки мозга в рамках одного полушария. Среди них выделяют короткие, связывающие соседние извилины, и длинные волокна. Комиссуральные волокна идут из одного полушария мозга в другое, наибольшее количество таких волокон в мозолистом теле. Проекционные волокна связывают мозговую кору с нижележащими отделами ЦНС до спинного мозга включительно.

10.6. Желудочки мозга

В каждом полушарии находится латеральный желудочек, заполненный ликвором. В каждом из желудочков выделяют передний рог, расположенный в лобной доле, задний рог, расположенный в затылочной доле, нижний рог в толще височной доли и центральную часть. Боковые желудочки через отверстия сообщаются с полостью III желудочка, куда и оттекает ликвор.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите основные ядра больших полушарий.
2. Что такое стриопаллидарная система?
3. Какова функциональная роль мозолистого тела?
4. С какими психологическими реакциями связана миндалина?
5. Что такое лимбическая система?

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. Мозолистое тело связывает:
   а) полушария конечного мозга и мозжечка;
   б) полушария со спинным мозгом;
   в) большие полушария;
   г) полушария и гипоталамус.
2. В лимбическую систему не входят:
   а) гиппокамп;
   б) миндалина;
   в) ядра VII черепного нерва;
   г) сосцевидные тела.
3. В стриопаллидарную систему не входит:
   а) хвостатое ядро;
   б) скорлупа;
   в) миндалина;
   г) бледный шар.

4. Стриопаллидарная система не участвует в:
 а) регуляции движения;
 б) вегетативной регуляции;
 в) секреции гормонов;
 г) выработке моторных программ.
5. К чечевицеобразному ядру относят:
 а) хвостатое ядро;
 б) скорлупу;
 в) мозолистое тело;
 г) миндалину.
6. Передние щипцы связывают:
 а) затылочные доли;
 б) лобные доли;
 в) теменные доли;
 г) все доли больших полушарий.

Глава 11
Кора больших полушарий

11.1. Общий план строения коры больших полушарий

Кора больших полушарий представляет собой слой серого вещества, покрывающий поверхность полушарий, толщиной от 3 до 4 мм, местами — до 5 мм. Большая часть коры (2/3) залегает в глубине борозд и не видна снаружи. Благодаря такой организации мозга в процессе эволюции была получена возможность значительно увеличить площадь коры при ограниченном объеме черепа. Общее число нейронов коры мозга человека оценивается в 10–15 млрд.

Кора большого мозга является наиболее высоко дифференцированным отделом нервной системы, однако она неоднородна. В соответствии с филогенезом различают древнюю, старую и новую кору. *Древняя кора* (*paleocortex*) включает в себя неструктурированную кору вокруг переднего продырявленного вещества: околоконечную извилину, подмозолистое поле (расположено на внутренней стороне полушарий под коленом и клювом мозолистого тела). *Старая кора* (*archicortex*) двух-трехслойна, расположена в гиппокампе и зубчатой извилине. *Новая кора* (*neocortex*) составляет 96% от всей поверхности полушарий. По морфологическим особенностям в ней выделяют шесть основных слоев, однако в различных областях коры количество слоев варьирует (рис. 11.1).

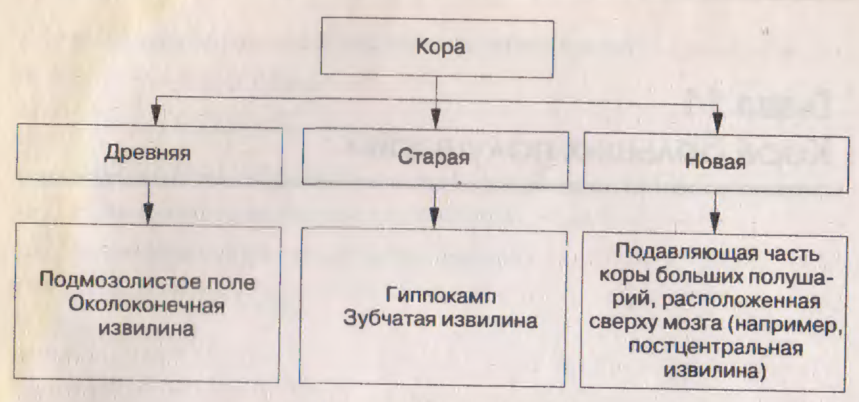


Рис. 11.1. Схема классификации коры

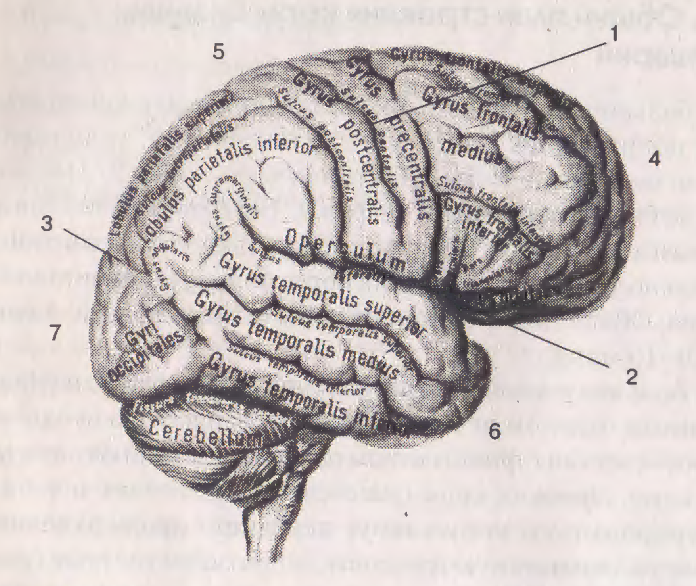


Рис. 11.2. Латеральная поверхность коры больших полушарий [9]: 1 — центральная борозда; 2 — боковая борозда; 3 — теменно-затылочная борозда; 4 — лобная доля; 5 — теменная доля; 6 — височная доля; 7 — затылочная доля

Кора полушарий покрыта бороздами и извилинами. Различают самые глубокие и постоянные с точки зрения изменчивости первичные борозды, которые делят полушария на доли. Бо-

ковая борозда (*сильвиева*) отделяет лобную долю от височной, центральная борозда (*роландова*) – лобную от теменной. Теменно-затылочная борозда располагается на медиальной поверхности полушария и разделяет теменную и затылочную доли (на верхнелатеральной поверхности явная граница между этими долями отсутствует) (рис. 11.2). На медиальной поверхности располагается поясная борозда, переходящая в гиппокампову борозду. Они ограничивают обонятельный мозг от остальных долей.

Вторичные борозды менее глубокие, они делят доли на извилины и тоже достаточно постоянны. Третичные (безымянные) борозды придают извилинам индивидуальную форму и существенно увеличивают площадь их коры. Они наиболее изменчивы.

11.2. Макроскопическое строение коры

11.2.1. Верхнелатеральная поверхность полушарий

Лобная доля. В заднем отделе наружной поверхности этой доли проходит *прецентральная борозда.* От нее в продольном направлении проходят две борозды: верхняя и нижняя лобные. Благодаря этому лобная доля разделяется на четыре извилины: прецентральную, верхнюю лобную, среднюю лобную и нижнюю лобную.

Теменная доля. На ней располагается постцентральная борозда, сливающаяся обычно с межтеменной бороздой, В зависимости от расположения этих борозд теменная доля разделяется на три извилины: постцентральную извилину, верхнюю теменную дольку и нижнюю теменную дольку.

Височная доля. Латеральная поверхность этой доли имеет три продольные извилины, отграниченные друг от друга верхней и нижней височными бороздами. Этими извилинами являются верхняя, средняя и нижняя височные извилины.

Затылочная доля. Борозды латеральной поверхности этой доли весьма изменчивы и выделяют только поперечную затылочную борозду.

Островок. Эта долька имеет форму треугольника. Поверхность островка покрыта короткими вариабельными извилинами.

11.2.2. Нижняя поверхность полушарий

В лобной доле проходит обонятельная борозда. В височной доле видны две борозды: затылочно-височная, проходящая в направлении от затылочного полюса к височному и ограничивающая латеральную затылочно-височную извилину, и идущая параллельно ей коллатеральная борозда. Между означенными бороздами располагается медиальная затылочно-височная извилина. Медиально от коллатеральной борозды расположены две извилины: язычок и парагиппокампальная извилина. Последняя, примыкая к стволу мозга, находится уже на медиальной поверхности полушария.

11.2.3. Медиальная поверхность полушарий

На медиальной поверхности мозга выделяют борозду мозолистого тела, идущую непосредственно над мозолистым телом и продолжающуюся своим задним концом в глубокую гиппокампальную борозду. Выше расположена поясная борозда, которая ограничивает поясную извилину и продолжается в парагиппокампальную извилину, заканчивающуюся крючком (*uncus*). Эти образования тесно связаны с лимбической системой. Небольшой участок коры, ограниченный поясной и парацентральными бороздами, называется парацентральная долька. Сзади от парацентральной дольки находится предклинье, относящееся к теменной доли. Позади предклинья лежит обособленный участок коры, относящийся к затылочной доле — клин. Клин отделяется от предклинья глубокой теменнозатылочной бороздой.

11.3. Микроскопическое строение коры

11.3.1. Цитоархитектоника

Клеточную организацию коры больших полушарий называют цитоархитектоникой. В коре больших полушарий можно выделить шесть слоев, которые различаются как по морфологическим, так и по функциональному предназначению (рис. 11.3).

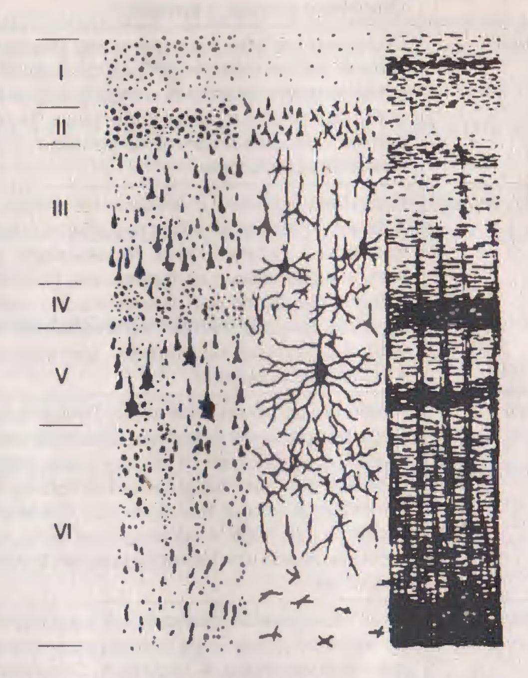


Рис. 11.3. Микроскопическое строение коры больших полушарий: I — молекулярный слой; II — наружный зернистый слой; III — наружный пирамидный слой; IV — внутренний зернистый слой; V — внутренний пирамидный слой; VI — ганглионарный слой.
Первая колонка — тела клеток коры, прокрашенные без отростков; вторая колонка — нейроны коры с отростками; третья колонка — нервные сплетения коры больших полушарий

Морфологически различают: *гранулярную кору* (в ней наиболее выражены II и IV слои клеток округлой формы) и *агранулярную кору* (в ней наиболее выражены III, V и VI слои, богатые пирамидными нейронами). К гранулярной коре относится сенсорная кора — зрительная, слуховая и пр., а к агранулярной — двигательная и ассоциативная кора. Дифференцировка слоев происходит с 6 по 8 месяц внутриутробного развития. Каждый слой коры отличается по своим морфологическим особенностям (табл. 11.1).

Таблица 11.1
Слои коры

Слой коры	Описание клеток и волокон
I — молекулярный	Содержит небольшое количество мелких ассоциативных клеток веретенообразной формы, аксоны которых идут параллельно поверхности коры, составляя тангенциальное сплетение. Этот слой содержит большое количество волокон — дендритов нижележащих слоев
II — наружный зернистый	Содержит округлые и звездчатые клетки, а также небольшое число пирамидных нейронов. Размеры — около 10 мкм. Аксоны могут распространяться в различных направлениях (уходить в белое вещество или подниматься к молекулярному слою, входя в состав тангенциального сплетения), а дендриты, как правило, располагаются в молекулярном слое
III — пирамидный	Наиболее широкий слой коры. Лучше всего развит в прецентральной извилине. Диаметр нейронов постепенно возрастает от 10 до 40 мкм сверху вниз. Главный дендрит пирамидных нейронов идет в молекулярный слой и там ветвится, боковые дендриты ветвятся в III слое, а аксон уходит вниз, образуя ассоциативное или комиссуральное волокно белого вещества
IV — внутренний зернистый	В так называемой гранулярной коре (например, затылочной доле) — развит хорошо, а в прецентральной извилине — неразвит. Образован мелкими клетками звездчатой формы
V — ганглионарный	Содержит крупные пирамиды, причем в двигательной коре — очень крупные, названные *гигантскими пирамидами Беца.* Их размер — до 100 мкм (120 × 80 мкм). Аксоны гигантских пирамид образуют кортикоспинальные пути спинного мозга и оканчиваются на его мотонейронах (одновременно отдавая ветви к базальным ядрам и мозжечку). Их деятельность обеспечивает *произвольные движения* человека
VI — полиморфный	Нейроны разной формы — звездчатые, пирамидные и веретенообразные. Их аксоны идут и вверх, и вниз и образуют ассоциативные и проекционные пути, переходящие в белое вещество головного мозга

Клетки различных слоев коры объединены в так называемые «модули», являющиеся структурно-функциональными единицами коры. Как правило, это группы нейронов из 100–1000 клеток,

которые выполняют определенные функции, «обрабатывая» определенный сигнал. Обычно эти группы клеток напоминают вертикальные колонки. Впервые «колонки» в коре обнаружил В. Маунткасл, а в нашей стране исследованием «корковых модулей» занимался А. Б. Коган и его последователи из ростовской нейрофизиологической школы. Особая роль этих кортикальных колонок в «ассоциативных» полях, а также во всей коре, вероятно, связана с их способностью к установлению ассоциаций, т. е. образованию временных связей, с другими колонками из других участков мозга.

11.3.2. Миелоархитектоника

Так как кора больших полушарий является высшим информационным центром нервной системы человека, то в коре имеет место интенсивный обмен нервными импульсами, как между отдельными ее участками, так и с другими отделами центральной нервной системы. Обмен информацией осуществляется по волокнам (белое вещество), соответственно, количество нервных волокон в больших полушариях очень велико. Сложно организованную систему волокон коры больших полушарий называют *миелоархитектоникой.* При этом всю совокупность нервных волокон можно разделить на несколько групп (рис. 11.4).

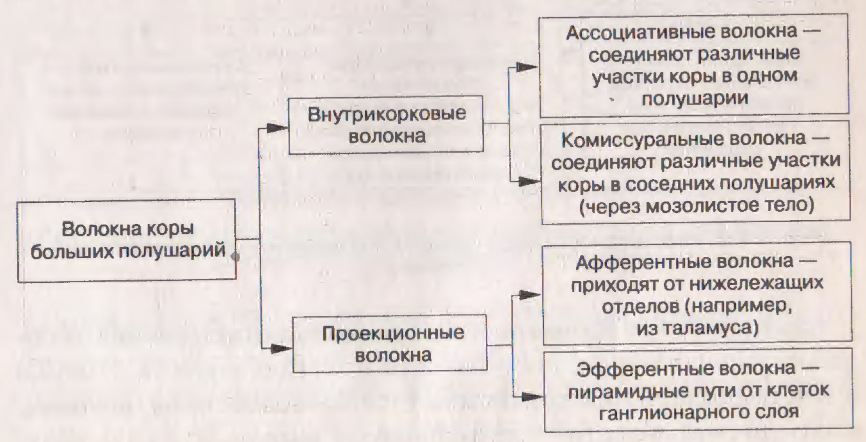


Рис. 11.4. Миелоархитектоника коры больших полушарий

Основные пучки внутрикорковых волокон располагаются в первом слое (тангенциальные волокна), во втором слое (полоска Бехтерева), в четвертом и пятом слоях (соответственно наружная и внутренняя полоски Байарже). Эти нервные пучки отражают распространение афферентных волокон и коллатералей аксонов пирамидных клеток.

11.4. Функциональное значение отдельных зон коры

Два полушария, составляющие передний мозг, действуют согласованно. Правое полушарие контролирует сенсорные и двигательные функции левой половины тела, а левое осуществляет аналогичный контроль над правой половиной. Связь между зрительными зонами левого и правого полушарий в норме осуществляется через мозолистое тело.

Функционально различают три разновидности коры: *чувствительная* (сенсорная), *двигательная* (моторная) и *ассоциативная* (рис. 11.5).

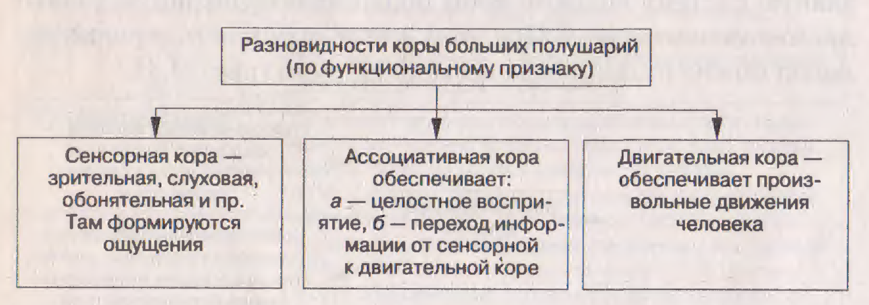


Рис. 11.5. Разновидности коры больших полушарий по функциональному признаку

Как понятно из названия, сенсорная кора ответственна за обработку информации, поступающей от органов чувств. Именно в ней располагаются корковые отделы анализаторов человека: в затылочной области — зрительного, в височной — слухового, в теменной — кожного и т. д.

В двигательной коре располагаются первые нейроны, управляющие работой произвольных мышц человека. Каждой мышечной группе соответствует определенная область двигательной коры (рис. 11.6).

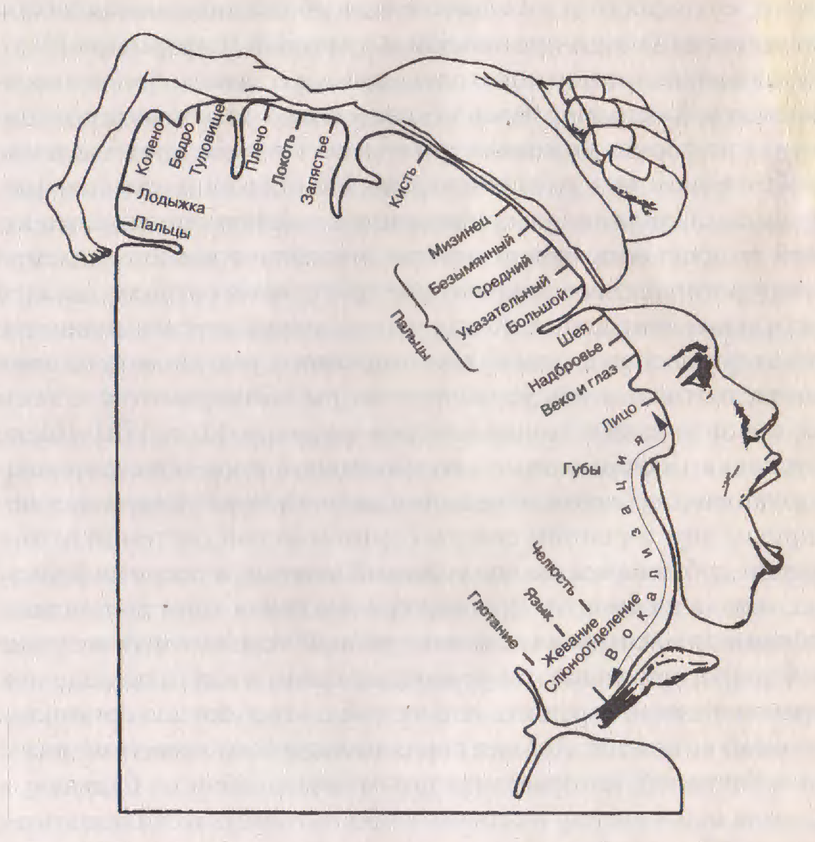


Рис. 11.6. Представительство различных мышечных групп в коре больших полушарий человека («человечек Пенфилда») [1]

Подавляющая часть корковой площади занята именно ассоциативной корой. Как полагает большинство ученых, именно там образуются ассоциативные связи между специализированными областями и интегрируется приходящая из них информация. Кроме того, здесь, как полагают, текущая информация объеди-

няется с эмоциями и воспоминаниями, что позволяет людям думать, решать, составлять планы [1,4]. Например, считается, что ассоциативные поля теменной доли объединяют информацию, приходящую от соматосенсорной коры (сообщения от кожи, мышц, сухожилий и суставов относительно положения тела и его движений) — со зрительной и слуховой информацией, поступающей из зрительной и слуховой коры затылочной и височной долей. Как пишет Флойд Блум и его соавторы, «эта объединенная информация помогает нам иметь точное представление о собственном теле во время передвижений в окружающем пространстве. Слияние сенсорных данных с информацией, извлекаемой из кладовых нашей памяти, позволяет нам осмысленно интерпретировать специфические зрительные сигналы, звуки и тактильные ощущения. Когда что-то движущееся и пушистое коснется вашей руки, вы будете по-разному реагировать на это в зависимости от того, услышите ли вы одновременно с этим мурлыканье вашей кошки или рев медведя» [1; с. 175]. После обработки информации в ассоциативной коре интегрированная картина события передается лобной коре. Благодаря обширным двусторонним связям с лимбической системой к этой картине добавляется эмоциональный оттенок, а также информация, взятая из памяти. Другие нервные связи тоже доставляют информацию, которая позволяет лобной коре оценить текущие требования организма и окружающей среды и выбрать среди них первоочередные — решить, что лучше, а что хуже для организма в данной ситуации. Лобная кора, по-видимому, ответственна и за выбор целей, которые мы ставим перед собой на будущее, а также за нашу оценку различных обстоятельств в связи с этими целями [1].

Где именно в коре происходят эти сложнейшие процессы фильтрации и абстрагирования данных и как они осуществляются, пока неизвестно. Однако, как показали современные методы исследования, большая часть того, что прежде называли «ассоциативной корой», возможно, состоит из ряда сенсорных зон все более высокого порядка, наивысшая из которых получает, фильтрует и интегрирует информацию от различных органов чувств.

Сведения о людях с повреждениями лобных долей подтверждают решающую роль этих областей коры в выработке суждений и построении планов. Лица с такими повреждениями испытывали огромные трудности в приспособлении к жизненным конфликтам и меняющимся требованиям [1].

Как отмечает П. Милнер, наиболее отчетливые нарушения в поведении больных с массивными поражениями лобных долей мозга проявляются в утрате способности регулировать устойчивое внимание соответственно речевой инструкции и в нарушении формирования и осуществления сложных программ деятельности с их заменой примитивными импульсивными реакциями. Результаты исследований больных с повреждениями лобных долей показывают, что часто они обнаруживают совершенно нормальные показатели в большинстве стандартных тестов по оценке интеллектуальных способностей. Однако у них наблюдаются тонкие и относительно трудно определяемые изменения личности. Этих больных описывают как безынициативных, неспособных к планированию или предвидению, на них нельзя положиться, иногда они грубы, бестактны, легкомысленны, раздражительны и т. д. [4].

При помощи обширных нервных связей лобная кора, видимо, взаимодействует с височной корой в выполнении ряда высших мозговых функций. Например, уникальная способность человека — использование языка — основана на совместной работе ассоциативных полей височной и лобной долей, а также затылочной доли. Височная кора участвует в процессах памяти, в частности в решении вопроса о том, что именно подлежит хранению, а также в хранении и извлечении информации не только о самих прошлых событиях, но и об их эмоциональной окраске. Обширные поражения этой зоны могут привести к потере долговременной памяти или к неспособности извлекать из нее информацию.

Огромную роль сыграли исследования, в которых предпринимались попытки связать определенные участки коры с функциями. На основе этих исследований строились карты. Наиболее признаны карты К. Бродмана, который выделил 52 поля на поверхности коры полушарий. И. П. Павлов представлял кору как

совокупность центров различных анализаторов. Он же разделил все центры анализаторов на две сигнальные системы. К центрам первой сигнальной системы он отнес те центры, которые воспринимают сигналы от внешней или внутренней среды в виде ощущений, впечатлений, представлений (за исключением речи и слова). Эти центры представлены как у животных, так и у человека. К ним относятся: центры общей чувствительности (температурной, болевой, осязательной и проприоцептивной), центр двигательного анализатора, премоторное поле, центр сочетанного поворота головы и глаз, центр стереогнозии, центр слухового анализатора (на извилинах Гешля), к его клеткам подходят волокна от левого и правого уха, поэтому одностороннее поражение ядра не приводит к полной утрате слуха. К этой же группе относится центр зрительного анализатора, к его клеткам подходят волокна от латеральной стороны сетчатки глаза своей половины тела, а также от медиальной сетчатки глаза противоположной половины.

Вторая сигнальная система имеется только у человека. Она обусловлена развитием речи и, как считал И. П. Павлов, является «сигналами сигналов». Речевые и мыслительные функции выполняются при участии всей коры. Однако обнаружены поля, которым присущи строго определенные речевые функции. Этими полями являются: центр двигательного анализатора письменной речи; центр двигательного анализатора устной речи; речевой анализатор пения, который позволяет произносить слова нараспев; центр чувствительного анализатора слуховой речи, при помощи которого мы воспринимаем и различаем речь на слух, а при его разрушении наблюдается сенсорная афазия; центр чувствительного анализатора зрительной речи, который позволяет воспринимать и различать буквы и символы на бумаге с помощью органов зрения.

11.5. Возрастные изменения коры больших полушарий

Развитие коры больших полушарий человека происходит из герминативной зоны конечного мозга, где располагаются мало

специализированные клетки, способные к делению. Они мигрируют в формирующуюся корковую пластинку и именно из них образуются нейроны коры. Вертикальная ориентация нейронов происходит благодаря расположению эмбриональных радиальных глиоцитов, исчезающих после рождения.

Вначале в корковую пластинку поступают нейроны будущего I и VI слоя, а затем в нее последовательно встраиваются нейроны V, IV, III и II слоев. Нервные клетки группируются вокруг вертикальных колонок эмбриональных глиоцитов, превращаясь впоследствии в функциональные колонки (или «модули»). Первыми на 6 месяце дифференцируются V и VI слои (дающие эфферентные волокна), а позднее — на 8 месяце развиваются II, III и IV слои (куда поступает информация).

Для новорожденных характерно весьма высокое ядерно-цитоплазматическое отношение, которое впоследствии снижается за счет увеличения объема цитоплазмы, происходящего параллельно возрастанию площади клеток и числа их синаптических контактов. В первые годы жизни происходит увеличение базофильного вещества в нейронах и миелинизация их аксонов.

С возрастом происходит уменьшение числа нейронов в коре на единицу объема по двум причинам: гибели части клеток и разрастания нервных волокон и механического раздвигания коры. В старческом возрасте происходят склеротические изменения сосудов мозга и связанная с этим атрофия коры (прежде всего лобной и теменной). Идет непрерывная гибель клеток, нейроны с возрастом уменьшаются в размерах, теряют базофильное вещество и их ядра уплотняются. Наиболее сильно эти изменения отмечаются в крупных клетках — пирамидах V слоя, что отражается на произвольных движениях.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите основные борозды и доли коры.
2. Какие функциональные зоны выделяют в коре больших полушарий?
3. Какие клеточные слои имеются в коре больших полушарий?

4. Какие области коры человека связаны с речью?
5. Опишите возрастные изменения коры больших полушарий.

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. К какому анатомическому образованию относят гиппокамп:
   а) к древней коре;
   б) к старой коре;
   в) к новой коре;
   г) к базальным ядрам больших полушарий?
2. Какие доли разделяет сильвиева борозда:
   а) лобную и теменную;
   б) теменную и затылочную;
   в) затылочную и лобную;
   г) височную и лобную?
3. Какие доли разделяет роландова борозда:
   а) лобную и теменную;
   б) теменную и затылочную;
   в) затылочную и лобную;
   г) височную и лобную?
4. В каком слое коры преобладают пирамидные нейроны:
   а) в 1 и 3;
   б) во 2 и 4;
   в) в 3 и 5;
   г) в 3 и 6?
5. Из какого слоя коры начинается пирамидный путь к мотонейронам спинного мозга:
   а) в 2;
   б) в 3;
   в) в 4;
   г) в 5?

6. Поражение каких долей коры у больных делает их безынициативными, неспособными к планированию или предвидению:
   а) затылочной;
   б) лобной;
   в) височной;
   г) теменной?

Глава 12
Черепно-мозговые нервы

От головного мозга человека симметрично отходят 12 пар черепно-мозговых (черепных) нервов. Как в морфологическом, так и в функциональном отношении эти нервы не однородны. Выделяют следующие нервы:

1) обонятельный (I);
2) зрительный (II);
3) глазодвигательный (III);
4) блоковый (IV);
5) тройничный(V);
6) отводящий (VI);
7) лицевой (VII);
8) преддверно-улитковый (VIII);
9) языкоглоточный (IX);
10) блуждающий (X);
11) добавочный (XI);
12) подъязычный (XII).

Каждый из перечисленных нервов имеет свои анатомические области входа (для чувствительных нервов) и выхода (для двигательных нервов). Кроме того, в составе черепных нервов могут быть и вегетативные волокна парасимпатического отдела ЦНС.

На основании головного мозга по бокам от продольной щели лежат луковицы обонятельного нерва. От луковицы идет обонятельный тракт, который расширяется в обонятельный треуголь-

ник. Позади продольной щели на нижней поверхности полушарий расположен перекрест зрительных нервов (II). Изнутри ножки мозга огибает глазодвигательный нерв (III), а снаружи – блоковый нерв (IV). На границе моста со средними ножками мозжечка выходит тройничный нерв (V). На границе моста и продолговатого мозга последовательно от центральной щели выходят: отводящий нерв (VI), лицевой нерв (VII), преддверно-улитковый нерв (VIII). На границе между оливой и нижней ножкой мозжечка расположены корешки языкоглоточного нерва (IX), блуждающего нерва (X), добавочного нерва (XI). Между пирамидой и оливой выходят корешки подъязычного нерва (XII).

По функции нервных волокон, входящих в нерв, выделяют несколько групп черепных нервов (рис. 12.1).

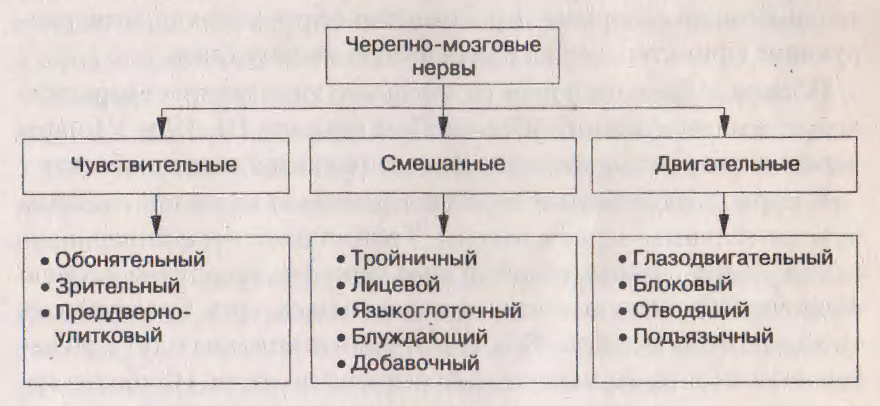


Рис.12.1. Классификация черепных нервов по функциям

Многие черепно-мозговые нервы связаны между собой соединительными ветвями, в которых могут проходить чувствительные, двигательные и вегетативные волокна.

Ядра большинства нервов располагаются на протяжении ствола головного мозга и заходят в спинной мозг: выделяют двигательные, чувствительные, вегетативные (автономные) ядра. Исключением являются обонятельный и зрительный нерв, которые не имеют ядер и представляют собой выросты мозга.

Рассмотрим более подробно каждый из нервов.

I пара — обонятельные нервы (*nn. olfactorii*). Они начинаются от слизистой оболочки обонятельной области полости носа, проходят полость черепа и подходят к обонятельной луковице. Как ясно из названия, по этому нерву в мозг поступает информация о химическом составе пахучих молекул, которая служит основой для возникновения обонятельных ощущений.

II пара — зрительный нерв (*n. opticus*) содержит аксоны ганглиозных клеток сетчатки глаза. Несомненно, зрение — это важнейший канал поступления информации об окружающем мире.

III пара — глазодвигательный нерв (*n. oculomotorius*). Начинается от двигательных ядер среднего мозга. Иннервирует мышцу, поднимающую верхнее веко, верхнюю, нижнюю, медиальную прямую и нижнюю косую мышцу глазного яблока. Глазодвигательный нерв содержит парасимпатические волокна, иннервирующие сфинктер зрачка и ресничную мышцу глаза.

IV пара — блоковый нерв (*n. trochlearis*) иннервирует верхнюю косую мышцу глазного яблока. При помощи III, IV и VI пары черепных нервов происходит фокусировка взгляда на объекте.

V пара — тройничный нерв (*n. trigeminus*) является главным чувствительным нервом головы. Тройничный нерв иннервирует кожу лица, глазное яблоко и конъюнктиву, твердую мозговую оболочку, слизистую оболочку полости носа и рта, большей части языка, зубы и десны. Его двигательные волокна идут к жевательным мышцам и мышцам дна ротовой полости. Наиболее яркие (и одновременно наименее приятные) ощущения, связанные с тройничным нервом, — это зубная боль, с которой знаком почти каждый человек.

VI пара — отводящий нерв (*n. abducens*) иннервирует наружную прямую мышцу глаза.

VII пара — лицевой нерв (*n. facialis*). Он образован главным образом двигательными волокнами, но в его состав входят и парасимпатические волокна. Двигательные волокна лицевого нерва иннервируют все мимические мышцы. Мимика человека играет важную роль в общении, помогая устанавливать более полное взаимопонимание на невербальном уровне.

VIII пара — преддверно-улитковый нерв (*n. vestibulocochlearis*), который проводит раздражения от рецепторов внутреннего уха. Слух является вторым (после зрения) каналом поступления информации из окружающего мира.

IX пара — языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*). Он проводит двигательные волокна к сжимателям глотки и шилоглоточной мышце, а чувствительные волокна — от слизистой оболочки глотки, миндалин, барабанной полости, содержит парасимпатические волокна.

X пара — блуждающий нерв (*n. vagus*), имеет самую обширную область иннервации. Является главным парасимпатическим нервом внутренних органов, а также проводит большую часть афферентных волокон из органов, в которых разветвляется. С помощью этого нерва организуются многие психосоматические и соматопсихические связи.

XI пара — добавочный нерв (*n. accessorius*), имеет черепные и спинномозговые корешки, которые объединяются в ствол нерва. Участвует в двигательной иннервации глотки и гортани, а также грудино-ключично-сосцевидной и части трапециевидной мышцы.

XII пара — подъязычный нерв (*n. hypoglossus*), является двигательным нервом языка. Речь человека (его вторая сигнальная система, по Павлову) во многом обеспечивается благодаря управлению мышцами гортани и языка с помощью XI и XII пар нервов.

Вопросы и задания

I. Выполните задания и ответьте на вопросы.

1. Перечислите черепные нервы.
2. Перечислите двигательные нервы.
3. Перечислите чувствительные нервы.
4. Перечислите смешанные нервы.
5. Опишите области мозга, где находятся ядра черепных нервов.

II. Выберите правильный вариант ответа.

1. В работе зрительного анализатора принимают участие все нервы, кроме:
   а) I;
   б) II;
   в) III;
   г) VI.
2. Нервом, имеющим наибольшую область вегетативной иннервации, является:
   а) I;
   б) VII;
   в) X;
   г) XII.
3. Движения мимических мышц обеспечивает:
   а) V нерв;
   б) VII нерв;
   в) IX нерв;
   г) XI нерв.
4. Какой нерв обеспечивает чувствительность большей части кожи лица:
   а) V;
   б) VII;
   в) IX;
   г) XI?
5. Слух обеспечивается ... парой черепных нервов.
   а) V;
   б) VI;
   в) IX;
   г) XI.

6. Нервом, являющимся выростом мозга, считают:
   а) I;
   б) VII;
   в) IX;
   г) XII.

Литература

1. *Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л.* Мозг, разум, поведение. – М.: Мир, 1988.
2. *Быков В. Л.* Частная гистология человека. 2-е изд. – СПб.: СОТИС, 1997.
3. Гистология / Под ред. В. Г. Елисеева, Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. 3-е изд. – М.: Медицина, 1983.
4. *Милнер П.* Физиологическая психология. – М.: Мир, 1973.
5. *Ноздрачев А. Д.* Физиология вегетативной нервной системы. – Л.: Медицина, 1983.
6. *Привес М. Г., Лысенков Н. К., Бушкович В. И.* Анатомия человека. 2-е изд. – СПб.: МАПО, 2004, 1720 с.
7. *Сапин М. Р., Билич Г. Л.* Анатомия человека: В 2 т. – М.: Высшая школа, 1995.
8. *Сеченов И. М.* Рефлексы головного мозга / Избранные произведения. – М.: ГУПИ, 1953.
9. *Синельников Р. Д.* Атлас анатомии человека. – М.: Медицина, 1974. Т. III.
10. *Хадорн Э., Венер Р.* Общая зоология. – М.: Мир, 1989.
11. *Хэссет Дж.* Введение в психофизиологию. – М.: Мир, 1981.
12. *Форд Д., Шаде Дж.* Основы неврологии. – М.: Мир, 1976.
13. *Щербатых Ю. В., Клеринг П. Г. Дворецкий А. И.* Объективные критерии для определения степени радиационного поражения нервных клеток // Радиобиология. Т. XXVI, вып. 3. – 1986. – С. 397–399.

14. *Щербатых Ю. В., Чеботарев Е. Е., Дружина Н. А.* Лучевые реакции нервных структур // Вестник АН УССР. – 1988. № 1. – С. 28–34.